

**ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER
DIE ENTWICKLUNG DER RETINA BEI DEN PIPIDEN
ANUREN XENOPUS LAEVIS UND HYMENOCHIRUS
BOETTGERI**

Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johannes Gutenberg-Universität
zu Mainz

Desouki EL-Mekkawy
geb. in Elsharkia / Ägypten

Mainz 1978

1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

**ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN ÜBER
DIE ENTWICKLUNG DER RETINA BEI DEN PIPIDEN
ANUREN XENOPUS LAEVIS UND HYMENOCHIRUS
BOETTGERI**



D i s s e r t a t i o n
zur Erlangung des Doktorgrades
bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johannes Gutenberg-Universität
zu Mainz

Desouki EL-Mekkawy
geb. in Elsharkia / Ägypten
Mainz 1978

(Gedruckt mit Unterstützung des Deutschen
Akademischen Austauschdienstes)



1. Berichterstatter: Prof. Dr. G. ANDRES

2. Berichterstatter: Prof. Dr. E. DORN

Tag der mündlichen Prüfung: 30.1.1979

INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
I. EINLEITUNG.....	1
II. MATERIAL UND METHODEN.....	5
III. MORPHOLOGISCHE ANALYSE.....	7
(A) Entwicklung der Retina bei <i>Xenopus</i>	
laevis.....	7
1. Stadium 37/38.....	7
2. Stadium 41.....	10
3. Stadium 45.....	13
4. Stadium 47.....	17
5. Stadium 51.....	19
6. Stadium 53.....	22
7. Stadium 58.....	24
8. Adultes Stadium.....	30
(B) Entwicklung der Retina bei <i>Hymenochirus</i>	
boettgeri.....	31
1. Stadium 37/38.....	31
2. Stadium 41.....	34
3. Stadium 45.....	36
4. Stadium 47.....	39
5. Stadium 51.....	43
6. Stadium 53.....	44
7. Stadium 58 und das adulte Stadium...	45

	Seite
IV. DISKUSSION.....	49
V. ZUSAMMENFASSUNG.....	74
VI. ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS ZU DEN ABBILDUNGEN.....	81
VII. LITERATURVERZEICHNIS.....	83

I. EINLEITUNG

Die Neuronen der Retina der Wirbeltiere sind in 3 Schichten angeordnet. Diese sind: die äußere Körnerschicht (Schicht der Photorezeptorzellen), die innere Körnerschicht (einschließlich der Bipolar-, Horizontal- und amakrinen Zellen) und die Ganglienschicht. Die Fortsätze dieser Neuronen bilden 2 plexiforme Schichten. Zwischen der äußeren und der inneren Körnerschicht liegt die äußere plexiforme Schicht, welche aus den basalen Teilen der Rezeptoren auf der einen Seite, den Dendriten der Bipolaren und den Fortsätzen der Horizontalzellen auf der anderen Seite gebildet ist. Die Bipolaraxone, die Fortsätze der amakrinen Zellen und die Dendriten der Ganglienzellen verzweigen sich und bilden die innere plexiforme Schicht.

Die Zapfen einer Retina stellen ein System dar, welches dem Farbsehen dient (Tagessehen). Dieses besitzt ein hohes Auflösungsvermögen, während die lichtempfindlicheren Stäbchen für das Hell-Dunkelsehen zuständig sind. Die Bipolarzellen leiten die Impulse von den Rezeptorzellen entweder direkt zu den Ganglienzellen

oder über die amakrinen Zellen. Die Ganglienzellen nehmen die Erregung auf und senden ihre Axone als Fasern des Tractus opticus zum Gehirn.

Die vorliegende Untersuchung befasst sich mit der Entwicklung und Struktur der retinalen Elemente bei zwei verwandten Anurenarten der Familie Pipidae, *Xenopus laevis* und *Hymenochirus boettgeri*. Die Larven der beiden Arten unterscheiden sich in ihrem Nahrungserwerb. Die *Hymenochirus*-Larven ernähren sich, wie das Adulttier, räuberisch, d.h. Beutetiere werden nach optischer Fixierung durch Schnappbewegung aufgenommen (Saugschnappen), die *Xenopus*-Larven dagegen ernähren sich von abfiltrierten Schwebestoffen und Kleinlebewesen des Wassers durch rhythmisches Öffnen und Schließen des Mundes (Hamann, unveröff.; Rössler, 1976. Sokol, 1962; Weisz, 1945).

Hamann (unveröff.) hatte durch Exstirpation beider Augenblasen nachgewiesen, daß operierte *Hymenochirus*-Larven auf die Zugabe von Artemien mit häufigen Schnappbewegungen ins Leere reagieren und absolut erfolglose Beutefangversuche machen. Diese Larven sterben recht frühzeitig. Im Gegensatz dazu zeigen die blinden *Xenopus*-Larven keine

Veränderung in Bezug auf die Nahrungsaufnahme, ihre Wachstumsrate ist gleich wie bei den normalen Kontrollarven. Die erwähnten Experimente lassen den Schluß zu, daß optische Reize bei den Hymenochirus-Larven eine unentbehrliche Rolle für die Nahrungsaufnahme spielen, während die Xenopus-Larven ihre Augen zur Nahrungsaufnahme nicht benötigen, sondern wahrscheinlich nur zur Wahrnehmung von Feinden (vgl. auch Kramer, 1933). Durch die lichtmikroskopische Untersuchung von Hamann wurde nachgewiesen, daß die Neuronenzahl der inneren Körnerschicht der Xenopusretina während der Entwicklung abnimmt. Dagegen bleibt die Neuronenzahl dieser Schicht bei Hymenochirus bis nach der Metamorphose mehr oder weniger konstant. Deswegen ist die innere Körnerschicht im adulten Hymenochirusauge stärker ausgeprägt und enthält annähernd die doppelte Anzahl von Zellen gegenüber dem adulten Xenopusauge. Die Anzahl der Rezeptorzellen und der Ganglienzellen ist in beiden Adulttieren gleich (Hamann, unveröff.).

Das Ziel dieser Arbeit ist es, zu klären, ob es im Zusammenhang mit dem unterschiedlichen

Verhalten der beiden Larvenarten Unterschiede im Feinbau der Netzhaut und im zeitlichen Ablauf der Retinaentwicklung gibt. Grundlegende elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Entwicklung der Netzhaut an Wirbeltieren wurden nur von relativ wenigen Autoren durchgeführt. Hier sind insbesondere die Arbeiten von Meller (1964-68), Meller und Breipohl (1965), Nilsson (1964b), Olney (1968) und Sjöstrand (1959) hervorzuheben.

Die Untersuchung wurde ermöglicht durch ein Stipendium des Deutschen Akademischen Austauschdienstes (DAAD). Besonderer Dank gebührt Herrn Prof. Dr. G. Andres, Institut für Allgemeine Zoologie der Johannes Gutenberg-Universität, für die Überlassung des Themas, für seine Unterstützung und die Diskussionen, mit denen er mir bei der Durchführung und Abfassung der Arbeit zur Seite stand. Frau Prof. Dr. E. Dorn sei ebenfalls herzlich gedankt für ihre kritischen und hilfreichen Anmerkungen bei der Fertigstellung der Arbeit. Weiterhin schulde ich Frau E. Köddermann und Herrn Dr. E. El-Hifnawi Dank für die Einführung in die elektronenmikroskopische Technik und für wertvolle Anregungen.

II. MATERIAL UND METHODEN

Als Versuchstiere dienten die beiden afrikanischen Anuren *Xenopus laevis* und *Hymenochirus boettgeri*. Die Gewinnung des Eimaterials und die Aufzucht der Larven bis zum Adultus erfolgte nach den bei Steinicke (1971) angegebenen Methoden. Teilweise wurde die Eiablage durch subcutane Injektion von Prolan (gonadotropes Hormon) erreicht. Die Stadienbestimmung der Larven wurde nach Nieuwkoop und Faber (1956) durchgeführt. Diese für *Xenopus* erarbeitete Tabelle ist auf entsprechende Stadien von *Hymenochirus* übertragen worden.

Die Retina folgender Stadien beider Arten wurde untersucht: Stadium 37/38, 41, 45, 47, 51, 53, 58 und das Adulttier (etwa 2 Jahre nach der Metamorphose). Von jedem Stadium wurden 2 oder 3 Tiere untersucht. Die Larven der jüngeren Stadien beider Arten wurden total fixiert. Die Augen der älteren Larven und die des Adulttieres wurden herauspräpariert, Linse und Sclera entfernt. Das retinale Gewebe und das in den meisten Fällen anhaftende Pigmentepithel wurden sofort fixiert. Als Fixierungslösung diente 1,3% OsO_4 in 0,14 M Veronal-acetat-Puffer mit 0,5% Ca Cl_2 und 45 mg/ml

Saccharose (pH 7,4). Nach Fixierung (2-3 Std. bei 4°C) und mehrmaligem kurzem Auswaschen in kaltem Puffer wurde das Material langsam in einer aufsteigenden Äthanolreihe entwässert. Blockkontrastierung wurde mit 1,0% Uranylacetat und 1,0% Phosphorwolframsäure in 70% Alkohol vorgenommen. Anschließend wurde das Gewebe nach einer Propylenoxidstufe in Araldit eingebettet. Semidünnschnitte für die Lichtmikroskopie wurden in einer Toluidinblaulösung nach Richardson et al. (1960) oder nach Morgenstern (1969) gefärbt. Ultradünnschnitte wurden mit dem Porter-Blum Ultramikrotom MT-2 hergestellt und mit Bleicitrat (2 min.) nachkontrastiert. Elektronenmikroskop: Zeiss EM 9A.

III. MORPHOLOGISCHE ANALYSE

(A) Entwicklung der Retina bei *Xenopus laevis*

1. Stadium 37/38

Bei der frisch geschlüpften Larve sehen die Zellen der Netzhaut mit Ausnahme der sich entwickelnden Rezeptorzellen mehr oder weniger gleich aus (Abb.1). Diese sind in zwei Segmente unterteilt, ein inneres und ein äußeres (Abb. 1,2 und 3). Die Innensegmente sind durch Desmosomen miteinander verbunden (s. dünne Pfeile in Abb. 1). Lichtmikroskopisch sind diese desmosomenartigen Verbindungen als Membrana limitans externa bekannt. Im apikalen Bereich des inneren Segments befindet sich ein großer Lipidtropfen; ihn umgeben Ribosomen, zytoplasmatische Membranen und Mitochondrien (Abb. 1,2 und 3). Am scleraden Ende befinden sich zwei besondere Zellorganelle, ein Basalkörper (Kinetosom) und ein Zentriol, die rechtwinklig oder schräg aufeinander liegen (Abb. 2 und 3). Aus dem Basalkörper entstehen basale Füße, die nach lateral ausgerichtet sind (Abb. 2). Der vitreade Teil schiebt sich als quergestreifte Wurzelfaser vor (Abb. 3). Im Gegensatz dazu wächst der Basalkörper sclerad als Cilium aus und bildet

mit der Zellmembran das Verbindungsstück zwischen innerem und äußerem Segment.

Die äußeren Segmente entstehen zuerst im dorsalen Teil der Retina, im ventralen Teil sind sie noch nicht ausgebildet. Das äußere Segment erscheint zu Beginn der Entwicklung am apikalen Teil des Verbindungsstücks als ballonartige Struktur, dann entstehen die Säckchen (Lamellen) als wiederholte Ein- und Ausstülpungen der Zellmembran (Abb.2). Die neugebildeten Säckchen schieben allmählich die älteren tief in den spaltförmigen Hohlraum (Rest des optischen Bläschens). Gelegentlich sieht man die sich entwickelnden äußeren Segmente und die Fortsätze der Pigmentzellen in enge Beziehung zueinander treten.

Im mittleren Teil des inneren Segments befinden sich häufig Schläuche von endoplasmatischem Retikulum, Ribosomen, Golgi-Apparate, nur wenige Mitochondrien und selten Lysosomen-ähnliche Strukturen (Abb.1). Darunter liegt der große Kern. Der basale Teil des inneren Segments enthält Ribosomen, Mitochondrien, Lipidtropfen und manchmal endoplasmatisches Retikulum, meistens in agranulärer Form. Nur selten sind synaptische Bläschen erkennbar.

Obwohl zahlreiche Serienschritte untersucht wurden, habe ich nur eine einzige Rezeptorzelle gefunden, welche zwei kleine synaptische Lamellen und eine relativ beträchtliche Anzahl von synaptischen Bläschen in ihrem basalen Teil enthielt (Abb.4). In allen übrigen Rezeptorzellen sind die synaptischen Lamellen noch nicht ausgebildet.

Die äußere und innere plexiforme Schicht sind kaum erkennbar, doch sind gelegentlich erste Anfänge der Bildung von Fortsätzen und ihren Einstülpungen der noch nicht ausgeprägten Bipolaren, amakrinen und Ganglienzellen (s.dicken Pfeil in der Abb.1) festzustellen. Diese Neuroblasten lassen keinen sicheren Unterschied erkennen, jede enthält Mitochondrien, Lipidtropfen, endoplasmatisches Retikulum, mehrere Golgi-Apparate (normalerweise 3 oder 4) und Lysosomen-ähnliche Strukturen. Es entsteht dabei der Eindruck, daß die Neuroblasten, die unmittelbar an der präsumptiven äußeren und inneren plexiformen Schicht liegen, häufiger granuläres endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien und Lipidtropfen enthalten.

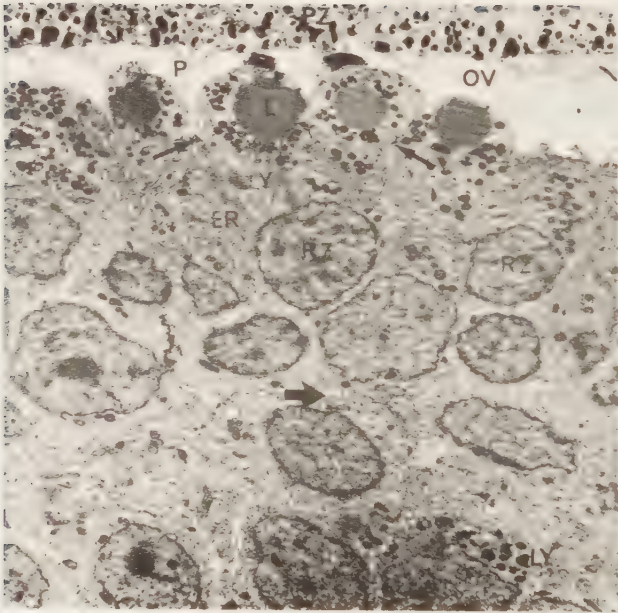


Abb. 1: Xenopus-Larve 37/38. Übersichtsbild über die sich entwickelnden Rezeptorzellen und Neuroblasten der präsumptiven inneren Körnerschicht. Die Pfeile oben weisen auf die Desmosomen zwischen den Rezeptorzellen hin. Der dicke Pfeil unten zeigt auf die ersten Anfänge der Bildung der äußeren plexiformen Schicht. Vergrößerung 3400-fach^{*}

+

Alle Abbildungen wurden durch den Druck um ein Drittel verkleinert (z.B. Abb. 1: Vergrößerung 2270-fach)

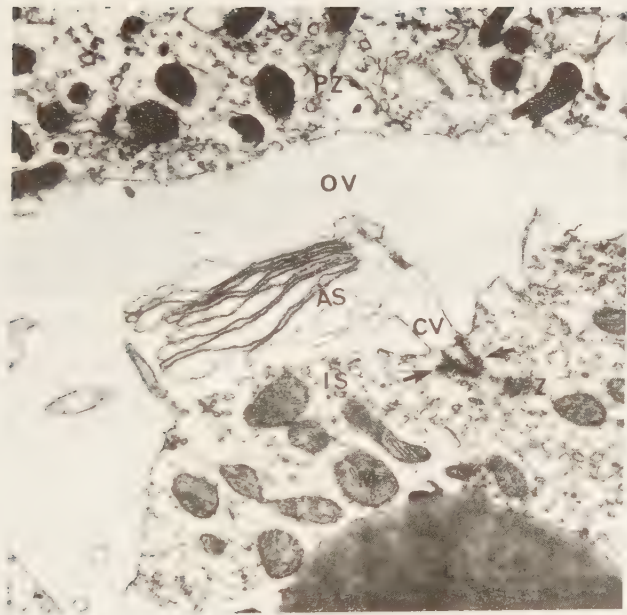


Abb. 2: *Xenopus*-Larve 37/38. Im oberen Teil des Bildes zeigt sich ein Teil einer Pigmentzelle, darunter sieht man ein sich entwickelndes äußeres Segment einer Rezeptorzelle, das durch wiederholte Ein- und Ausstülpungen der Zellmembran ausgebildet wird. Die Pfeile weisen auf 2 laterale Füße des Basalkörpers hin. Vergrößerung 23200-fach

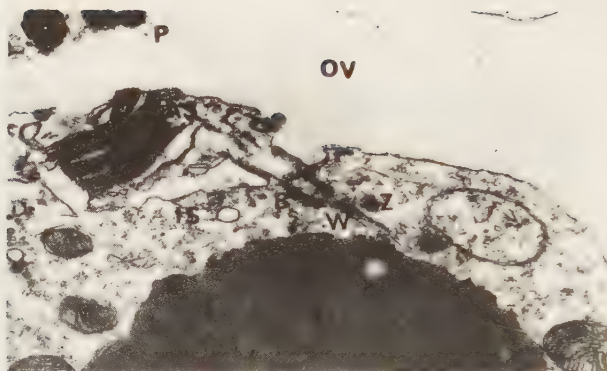


Abb. 3: Xenopus-Larve 37/38. In diesem Bild ist die quergestreifte Wurzelfaser getroffen, die aus dem vitreaden Teil des Basalkörpers entsteht. Vergrößerung 15400-fach



Abb. 4: Xenopus-Larve 37/38. Basaler Teil einer sich entwickelnden Rezeptorzelle mit 2 synaptischen Lamellen und einigen synaptischen Bläschen, die sich teilweise um die Lamellen sammeln. Vergrößerung 38000-fach

2. Stadium 41

Hier sind bereits alle Schichten der Retina erkennbar. Die Fortsätze der Pigmentzellen sind um die äußeren und apikalen Teile der inneren Segmente, bis zur Membrana limitans externa hin ausgedehnt. Sie sind aber selten pigmentiert (Abb.5). Der basale Bereich des äußeren Segments ist mit mehreren Kelchfortsätzen (calycal processes) umhüllt, welche aus dem inneren Segment entstehen (Abb.6). Die Stäbchen und Zapfen sind erst bei diesem Stadium unterscheidbar. Die äußeren Segmente der Stäbchen sind zylindrisch, lang und reichen bis zwischen die Pigmentzellen hinein (Abb.5). Ihre Säckchen sind durch die Zellmembran vom außerzellulären Raum (Rest des optischen Bläschens) getrennt. Die äußeren Segmente der Zapfen sind dagegen kürzer, kegelförmig, und die Säckchen des Membranstapels bleiben mit dem außerzellulären Raum in Verbindung (Abb.6). Die Stäbchenkerne liegen etwas mehr vitread als die Zapfenkerne (Abb.7). Die basalen Teile der Photorezeptoren enthalten häufig synaptische Bläschen aber nur wenige synaptische Lamellen, welche dicht mit synaptischen Bläschen umhüllt

sind. Sie unterscheiden sich dadurch, daß der basale Teil des Stäbchens kleiner und dunkler als der des Zapfens erscheint. Im Vergleich dazu ist der letztere dagegen größer, heller und enthält manchmal Mitochondrien. Seine synaptischen Lamellen sind besser ausgebildet und treten mit den tieferliegenden Dendriten der Bipolarzellen in synaptische Verbindung (Abb.7).

Die Müllerschen Zellen sind zum ersten Mal zwischen den Rezeptorzellen erkennbar. Sie enthalten Mitochondrien, Ribosomen, Vakuolen und endoplasmatisches Retikulum (Abb.7). Ihre Kerne zeigen jedoch noch nicht die typischen späteren Merkmale. Die innere Körnerschicht besteht aus 4 Zellschichten. Die Bipolarzellen, die unmittelbar unter der äußeren plexiformen Schicht liegen, sind besonders reich an Mitochondrien, Ribosomen, Golgi-Apparaten, Lysosomen-ähnlichen Strukturen und endoplasmatischem Retikulum (Abb.8). Die amakrinen Zellen enthalten eine beträchtliche Menge von Mitochondrien und granulärem endoplasmatischem Retikulum (Entwicklung des Nissl-Körpers). Einige Zellen dieser beiden Zelltypen enthalten je zwei Zentriolen, welche rechtwinklig aufeinander liegen.

Das periphere Zentriol wächst als Cilium in die äußere bzw. in die innere plexiforme Schicht aus (Abb.8) (vgl.S.71).

In der sich entwickelnden inneren plexiformen Schicht lassen sich erst wenige Neurosynapsen erkennen. Die kolbenförmigen Anschwellungen der Bipolaraxone enthalten häufig Bläschen, Mitochondrien, Mikrofilamente, endoplasmatische Membranen und Vakuolen. Sie treten als prä-synaptische Glieder mit Fortsätzen der amakrinen Zellen und Dendriten der Ganglienzellen in Verbindung, und zwar durch konventionelle Synapsen und durch synaptische Lamellen, die mit synaptischen Bläschen umhüllt sind. Die Membranen an den synaptischen Zonen erscheinen elektronendicht (Abb.9).

Die Ganglienschicht besteht aus 3, manchmal 2 Zellschichten. In jeder Zelle befinden sich 2 Zentriolen, Golgi-Apparate, Ribosomen, Vakuolen und granuläres endoplasmatisches Retikulum.

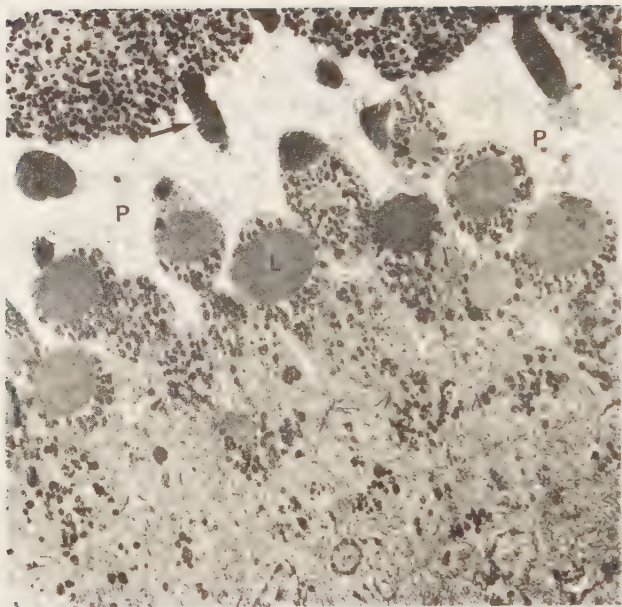


Abb. 5: *Xenopus*-Larve 41. Schrägschnitt durch die Rezeptorzellen. Die apikalen Teile der Stäbchen-Außensegmente reichen zwischen die Pigmentzellen hinein. Die Fortsätze der letzteren dehnen sich zwischen die apikale Teile der Rezeptoren aus. Der Pfeil weist auf die Membran eines Stäbchen-Außensegments hin, welche den Membranstapel vom außerzellulären Raum trennt. Vergrößerung 3400-fach

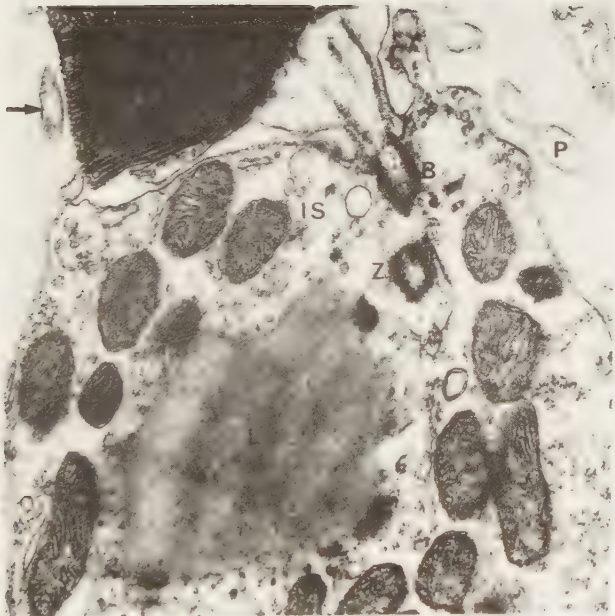


Abb. 6: *Xenopus*-Larve 41. Die Abbildung zeigt ein inneres und ein äußeres Segment eines Zapfens. Die Säckchen des Membranstapels bleiben in direktem Kontakt mit dem außerzellulären Raum. Der Pfeil weist auf einen Kelchfortsatz (calycal process) hin. Vergrößerung 38000-fach

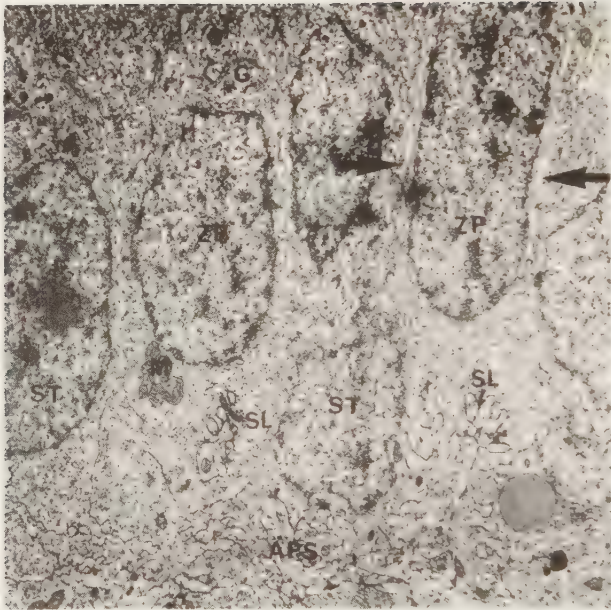


Abb. 7: *Xenopus*-Larve 41. Die Pfeile oben weisen auf die sich entwickelnden Müllerschen Zellen hin, die sich über die Membrana limitans externa ausdehnen. Die Kerne der Zapfen liegen mehr sclerad als die der Stäbchen. In der unteren Bildhälfte sieht man die hellen und großen basalen Teile der Zapfen mit gut ausgebildeten synaptischen Lamellen sowie den seltener auftretenden Mitochondrien. In diesem Bereich treten schon Bipolardendriten auf, die in Kontakt mit den synaptischen Lamellen stehen. Die basalen Teile der Stäbchen sind dagegen kleiner und dunkler, ihre synaptischen Lamellen erscheinen normalerweise viel kürzer als die des Zapfens. Unten im Bild zeigt sich die äußere plexiforme Schicht. Vergrößerung 7000-fach

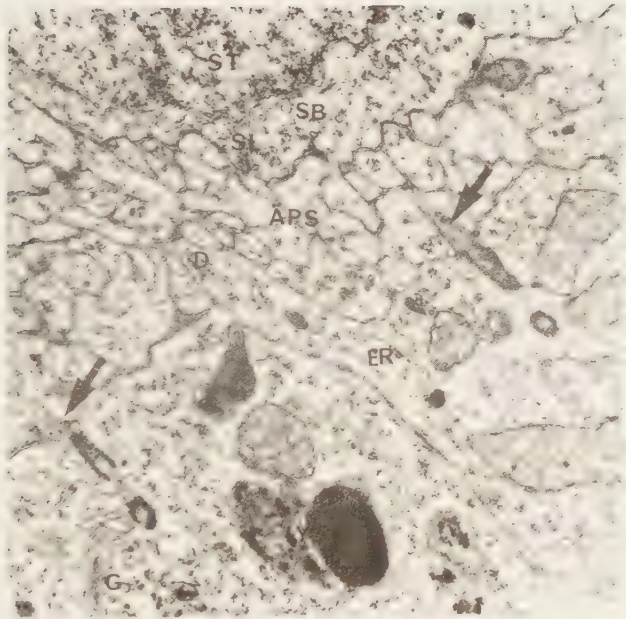


Abb. 8: Xenopus-Larve 41. Apikale Teile von 2 Bipolarzellen mit 2 Zentriolen. Das periphere Zentriol wächst in die äußere plexiforme Schicht als Cilium aus (s. Pfeile). Vergrößerung 28000-fach

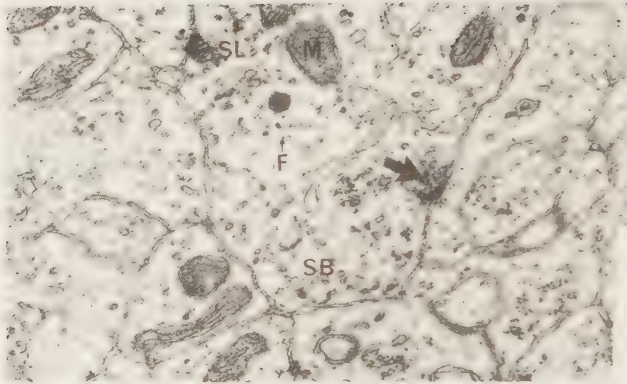


Abb. 9: Xenopus-Larve 41. Ausschnitt aus der inneren plexiformen Schicht zeigt ein Bipolaraxon mit zahlreichen synaptischen Bläschen, Mitochondrien, zytoplasmatischen Membranen und Mikrofilamenten. Dieses Axon tritt mit den post-synaptischen Fortsätzen in Verbindung durch 2 Typen von Synapsen: (1) synaptische Lamellen, die von synaptischen Bläschen umhüllt sind. (2) konventionelle Synapsen, die durch die konzentrierten synaptischen Bläschen an der prä-synaptischen Membran und Verdichtung der beiden Membranen charakterisiert sind (s.Pfeil). Vergrößerung 38000-fach

3. Stadium 45

Bei diesem Stadium ist der Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen stärker ausgeprägt. die apikalen Teile der Stäbchen-Außensegmente dringen tief zwischen die Pigmentzellen ein. Hierbei ist es wichtig, festzustellen, daß, obwohl noch keine Phagosomen in den Pigmentzellen zu finden sind (Abbau der eindringenden Stäbchen-Außensegmente), trotzdem schon einige Myeloidkörper¹ vorkommen (Abb. 12). Die neugebildeten vitreaden Säckchen des Stäbchen-Außensegments behalten ihre Verbindung mit der Zellmembran, die alten Säckchen (sclerad) sind dagegen durch longitudinale Einfaltungen voneinander getrennt (Abb. 10). Im Vergleich dazu bleiben die Zapfensäckchen ohne Einfaltungen. In den Ellipsoiden der Stäbchen bilden sich die Lipidtropfen zurück; sie sind entweder klein oder völlig verschwunden. Der Lipidtropfen des Zapfens nimmt dagegen zu und besitzt ein beträchtliches Volumen. Die Mitochondrien der beiden Zelltypen in diesem Stadium sind häufiger als bisher und manche kommen in Berührung

¹ Die Myeloidkörper befinden sich in den Pigmentzellen von Vögeln, Reptilien, Amphibien und Knochenfischen. Sie bestehen aus parallelen Doppelmembranen und verbinden sich mit dem ER. Diese Körper dürfen nicht mit den Phagosomen verwechselt werden (vgl. S. 53).

mit dem Lipidtropfen. Dies trifft auch für Stäbchen zu, wenn ihre Tropfen noch nicht völlig verschwunden sind (Abb.10). Die Mitochondrien, die früher in den basalen Teilen einiger Zapfen gefunden wurden, fehlen in diesem Stadium.

Die Bipolardendriten dringen schon ziemlich tief in die basalen Teile der Stäbchen ein und treten mit deren synaptischen Lamellen in Verbindung (Abb.11). Es ist schwierig, die Horizontalzellen zu erkennen, doch sieht man gelegentlich abgeflachte Zellen mit großem Zytoplasmaanteil in unmittelbarer Nachbarschaft der äußeren plexiformen Schicht (Abb.11). Allerdings zeigen diese Zellen in ihrem Zytoplasma keinen Unterschied zu den Bipolarzellen. Im Vergleich dazu sind die amakrinen Zellen gut entwickelt. Aus ihrem vitreaden Teil wachsen mehrere Ausläufer aus, die sich in Richtung der inneren plexiformen Schicht verfolgen lassen. Dort nehmen sie Kontakt auf mit den Axonen von Bipolarzellen, mit Dendriten von Ganglienzellen und mit anderen amakrinen Zellen (Abb.13). Die Fortsätze der amakrinen Zellen unterscheiden sich von den kolbenförmigen Anschwellungen der Bipolaraxone dadurch, daß

sie keine synaptische Lamellen enthalten und nur wenige Bläschen aufweisen, die sich besonders an den prä-synaptischen Membranen konzentrieren (vgl. Abb. 13 mit Abb. 14).

Die Müllerschen Zellen sind leicht zu erkennen, sie haben dunkle und vieleckige Kerne, die im vitreaden Bereich der inneren Körnerschicht liegen. Die apikalen Fortsätze der Müllerschen Zellen dehnen sich über die Membrana limitans externa als Mikrovilli aus (Abb. 11). Die basalen Fortsätze formen Endfüßchen aus, welche häufig agranuläre endoplasmatische Membranen, aber nur wenige Mitochondrien und feine Filamente enthalten. Die Basalmembran ist vom Glaskörper durch die Membrana limitans interna getrennt (Abb. 15).

Die Ganglienschicht besteht noch aus 2 oder 3 Zellschichten. Diese Zellen enthalten granuläres endoplasmatisches Retikulum, mehrere Golgi-Apparate, runde oder ovale Mitochondrien, zwei Zentriolen, Ribosomen und Lysosomen-ähnliche Strukturen. Die Dendriten der Ganglienzellen haben nur wenige lange Mitochondrien, Mikrofilamente und häufig agranuläre endoplasmatische Membranen und Vakuolen. Bei günstiger Schnittführung läßt

sich im basalen Teil der Ganglienzellen manchmal ein dünnes abgehendes Axon verfolgen, das sich im weiterem Verlauf zwischen den Bündeln von Nervenfasern verliert (Abb.15).

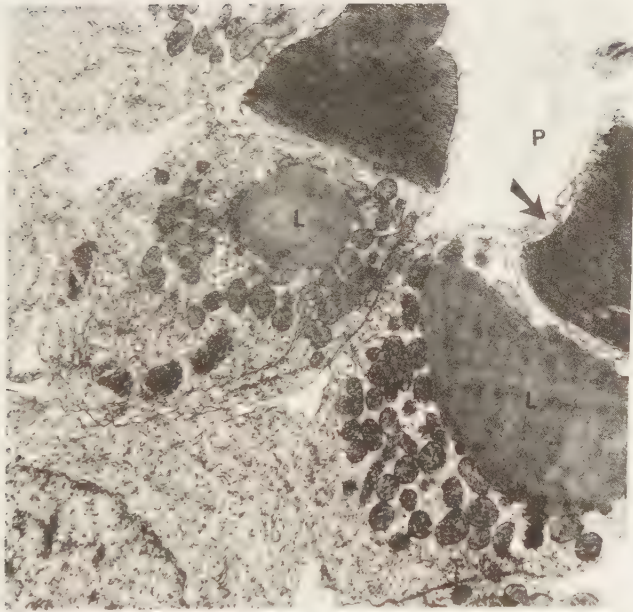


Abb. 10: Xenopus-Larve 45. Rechts im Bild ein Zapfen, dessen inneres Segment einen großen Lipidtropfen besitzt. In der Mitte des Bildes sieht man ein Stäbchen mit einem kleinen Lipidtröpfchen, das allmählich verschwindet. Das äußere Segment des Stäbchens ist durch die Zellmembran vom außerzellulären Raum getrennt. Der kurze Pfeil oben weist auf eine Einfaltung im Stäbchen-Außensegment hin. Der Pfeil rechts weist auf einen Kelchfortsatz (calycal process) hin. Vergrößerung 12000-fach

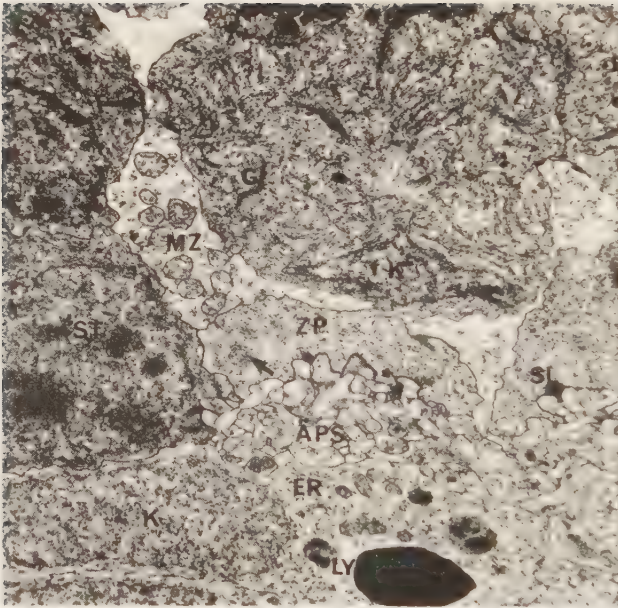


Abb. 11: *Xenopus*-Larve 45. Die Abbildung zeigt einen apikalen Teil einer sich entwickelnden Müllerschen Zelle; deren sclerader Teil dehnt sich über die Membrana limitans externa als Mikrovilli aus (s. langen Pfeil oben). Der kurze Pfeil in der Mitte des Bildes weist auf konzentrierte synaptische Bläschen hin. Unten sieht man eine unreife Horizontalzelle mit flachem Kern und reichlichem Zytoplasma.
Vergrößerung 8800-fach

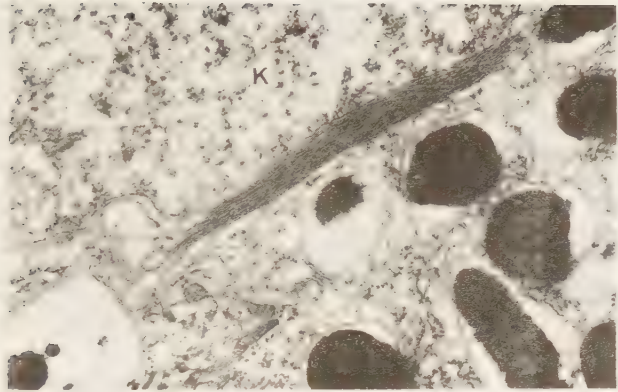


Abb. 12: Xenopus-Larve 45. Teil einer Pigmentzelle mit Melanin-Granula und sich entwickelndem Myeloidkörper, der mit der Kernmembran in Verbindung steht.
Vergrößerung 43200-fach

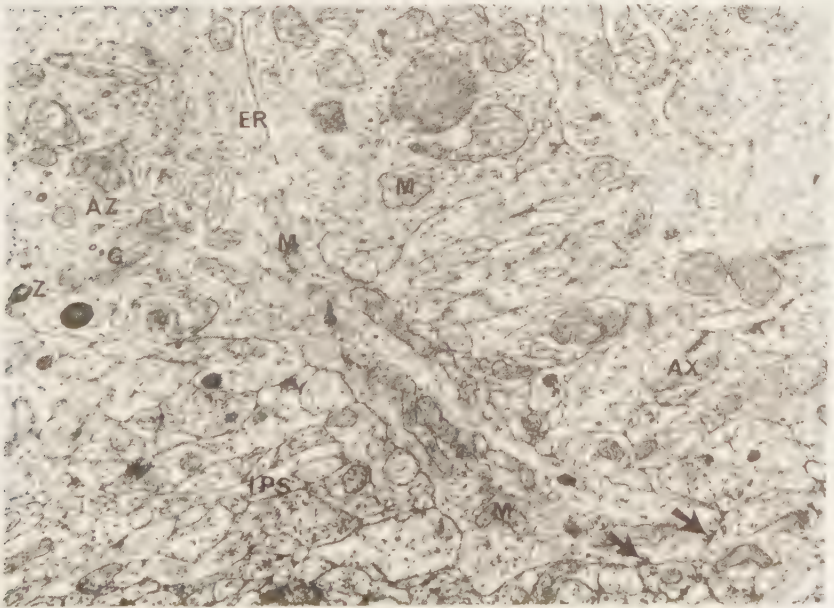


Abb. 13: Xenopus-Larve 45. Übersicht über amakrine Zellen und angrenzende innere plexiforme Schicht. Die Pfeile weisen auf die Synapsen der amakrinen Zelle hin.
Vergrößerung 15000-fach

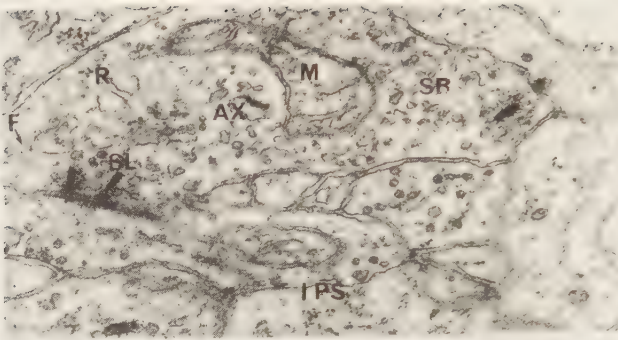


Abb. 14: Xenopus-Larve 45. Axon einer Bipolarzelle mit 3 synaptischen Lamellen. Vergrößerung 46000-fach

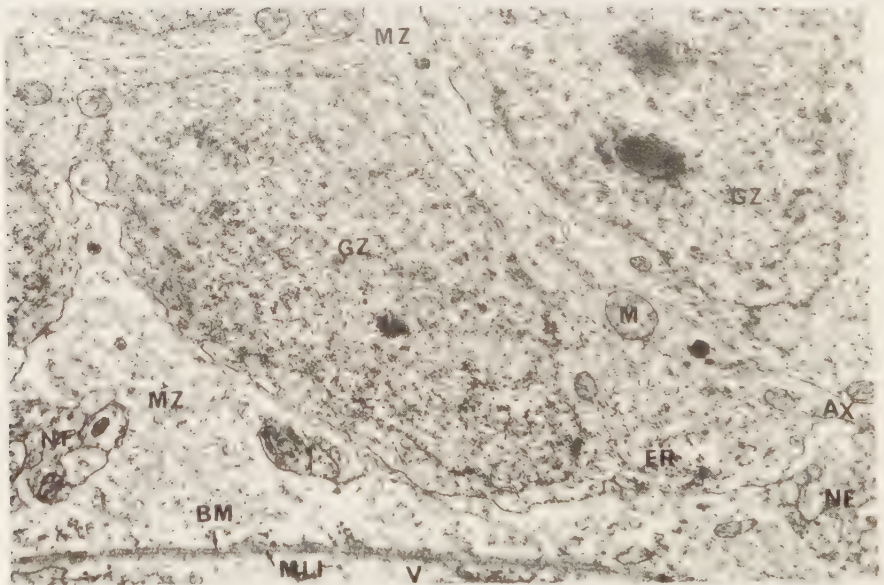


Abb. 15: Xenopus-Larve 45. Unreife Zellen der Ganglienschicht. Die Endfüßchen der Müllerschen Zellen besitzen hauptsächlich agranuläre zytoplasmatische Membranen und Vakuolen. Sie sind vom Glaskörper durch die Basalmembran und die Membrana limitans interna getrennt. Vergrößerung 11100-fach

4. Stadium 47

Die Membranstapel der Stäbchen werden an ihrem äußeren Ende fortwährend abgebaut und von den Pigmentzellen des Tapetums phagocytiert (Abb. 16, vgl. auch Abb. 18A und B). Im Ellipsoid des Zapfens sammeln sich die Mitochondrien (mit elektronendichten Cristae mitochondriales) um eine große Ölkugel herum. Diese Ölkugel fehlt beim Stäbchen. Es gibt wesentlich mehr Mitochondrien in den Stäbchen als in den Zapfen, wobei jedoch weniger Cristae auftreten als dort (Abb. 17). Das Myoid (connecting fiber) des Stäbchens ist gut entwickelt und reich an Schläuchen des granulären endoplasmatischen Retikulums, an Golgi-Apparaten und Ribosomen. Das Myoid des Zapfens ist dagegen viel kürzer und dunkler. Es enthält einen Golgi-Apparat und wenig endoplasmatisches Retikulum. Gerade unter dem Zapfenellipsoid konzentrieren sich manchmal Glykogen-Granula¹ (Paraboloid?) (Abb. 17). Der Zapfenkern reicht über die Membrana limitans externa und sieht dunkler aus als der

¹Rabinovitch et al. (1954) stellten durch histochemische Analyse fest, daß das Paraboloid der Zapfen und Stäbchen beim Huhn besonders reich an Glykogen ist.

Stäbchenkern, der unter der Membrana limitans externa liegt.

Die innere Körnerschicht besteht wie im Stadium 45 aus 4 Zellschichten. Die Ganglienzellen beschränken sich nun auf 1 oder 2 Zellschichten.

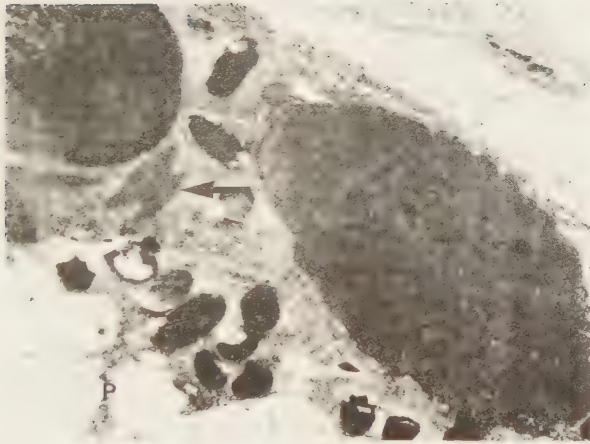


Abb. 16: Xenopus-Larve 47. Teil einer Pigmentzelle zeigt 2 Phagosomen. Der Pfeil weist auf einen Myeloidkörper hin. Vergrößerung 16000-fach

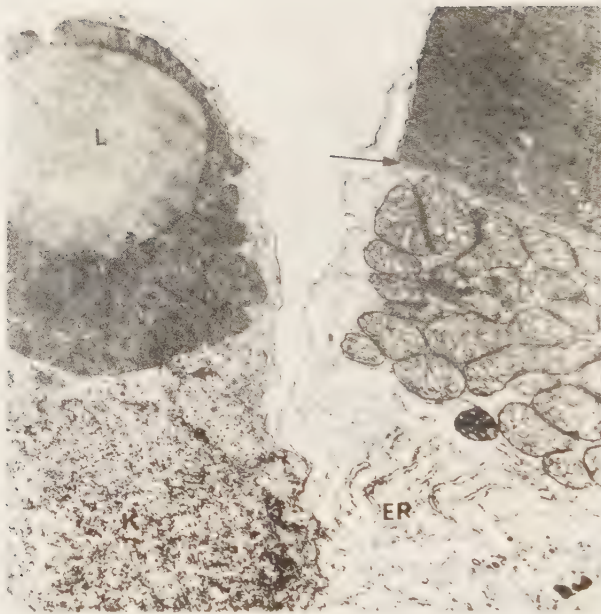


Abb. 17: Xenopus-Larve 47. Die Abbildung zeigt einen Teil eines Stäbchens (rechts) und eines Zapfens (links). Die Mitochondrien des Zapfenellipsoids erscheinen außergewöhnlich elektronendicht und sind um eine große Ölkugel angeordnet. Das Myoid des Zapfens ist sehr kurz. Der Pfeil oben weist auf die neugebildeten Säckchen des Stäbchens hin. Der kurze Pfeil zeigt auf die Glykogen-Granula in unmittelbarer Nachbarschaft des Zapfenellipsoids. Vergrößerung 14800-fach

5. Stadium 51

Die Membranstapel der Stäbchen trennen ihre apikalen Teile in die Pigmentzellen als Phagosomen ab (Abb. 18A und B). Das Zahlenverhältnis der beiden Typen von Sehzellen ist in diesem Stadium ungefähr 1:1¹. Sie scheinen in dem mittleren Teil der Retina alternierend angeordnet zu sein (Abb. 19). Die inneren und äußeren Segmente der Stäbchen sind von ähnlicher Dicke. Im Vergleich dazu erscheint das innere Segment des Zapfens dicker als das äußere Segment, das kegelförmig zugespitzt ist (Abb. 19 und 20). Der basale Teil der Stäbchen erscheint dunkel und seine synaptischen Bläschen sind relativ groß (durchschnittlich 650 Å). Hingegen ist der basale Teil der Zapfen heller und besitzt kleinere, durchschnittlich 550 Å große Bläschen, die weniger stark konzentriert sind (Abb. 21 A und B).

Die Horizontalzellen sind in diesem Stadium leicht zu erkennen (Abb. 21A). Ihre Kerne sind groß, hell und flach. Cytoplasma ist reichlich vorhanden; es enthält kleine ovale Mitochondrien, 1 oder 2 Golgi-Apparate, spärliches endoplasmatisches Retikulum, 2 Zentriolen, Polysomen und mehrere

¹ Nach Basalteilen ausgezählt: 50 Z: 66 St., nach Außensegmenten ausgezählt: 14 Z: 15 St.

zytoplasmatische Membranen (Vakuolen). Die Fortsätze der Horizontalzellen zeigen gelegentlich einige Bläschen. Die Bipolarzellen haben dagegen runde oder ovale Kerne und ein nur spärliches, helles Cytoplasma, das Ribosomen und Polysomen, runde Mitochondrien und ein gering ausgebildetes Endoplasmatisches Retikulum enthält. Ihre Dendriten besitzen Mitochondrien, viele Mikrotubuli und selten einige Vesikel. Die Axone weisen häufig Vakuolen, Mikrofilamente, Mikrotubuli, wenige Bläschen und manchmal auch Mitochondrien auf.

Die Ganglienzellen ordnen sich nun in der Mitte der Retina in einer Zellschicht an, zur Peripherie hin sind sie noch in 2 Zellschichten angeordnet.

Mehrere amakrine und Ganglienzellen enthalten unter der Oberfläche gelegene Zisternen (die sogenannten "subsurface cisterns" nach Rosenbluth, 1962), welche sich oft in Verbindung mit dem granulären endoplasmatischen Retikulum befinden. (Abb. 22). Bei starker Vergrößerung erscheint die Zisterne als pentalaminare Struktur, die mit der Zellmembran durch horizontale Linien (Querbrücken) verbunden ist. Der gegenüberliegende

Extrazellularraum zwischen der Zellmembran
und der anliegenden Membran enthält ein dichtes
feines Material (vgl. Abb. 25)¹⁾.

¹⁾ Funktion
umstritten (vgl. S. 72)

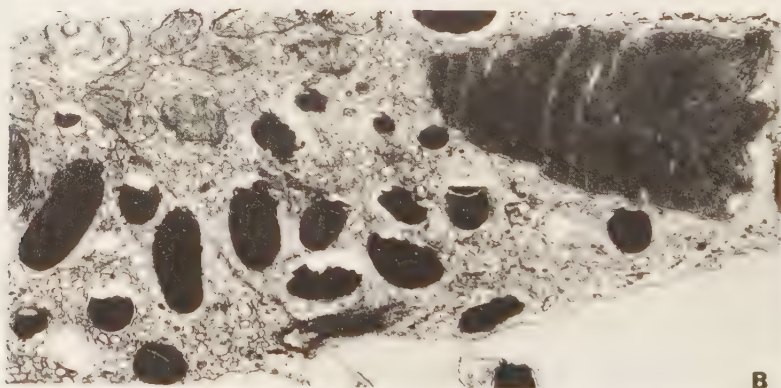


Abb. 18A und B: *Xenopus*-Larve 5l. In (A) sind 3 Stäbchen-Außensegmente getroffen. 2 davon dringen mit ihren apikalen Teilen (mit lockeren Säckchen) tief in das Pigmentepithel ein. Oben rechts sind 2 Phagosomen getroffen. Der Pfeil unten weist auf den Membranstapel eines Zapfens hin. (B) Starke Vergrößerung der Phagosomen. Vergrößerung (A) 5100- und (B) 18000-fach

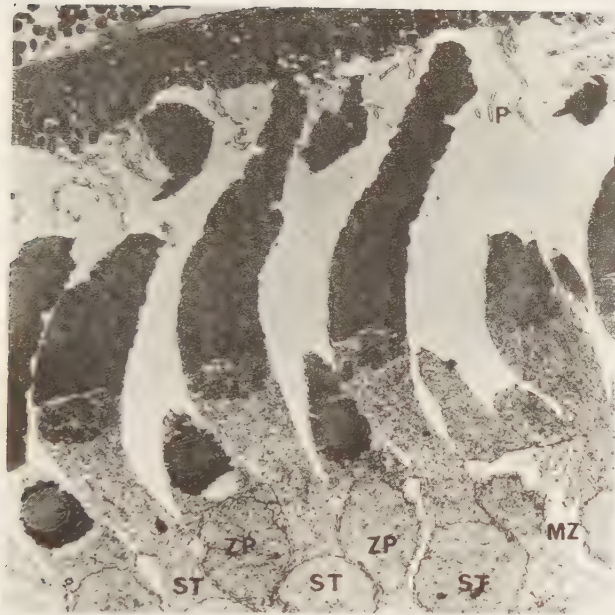


Abb. 19: Xenopus-Larve 51. Übersichtsbild über die apikalen Teile von reifen Rezeptorzellen, die alternierend angeordnet sind. Die Membranstapel der Stäbchen erscheinen mehr oder weniger zylindrisch; ihre apikalen Teile dringen tief in die Pigmentzellen ein. Die Kerne der Zapfen liegen mehr sclerad und sind etwas dunkler als die der Stäbchen.

Vergrößerung 3400-fach



Abb. 20: Xenopus-Larve 51. Die Abbildung zeigt 2
Zapfen. Der rechte enthält Glykogen-Granula (Paraboloid?).
Vergrößerung 8400-fach

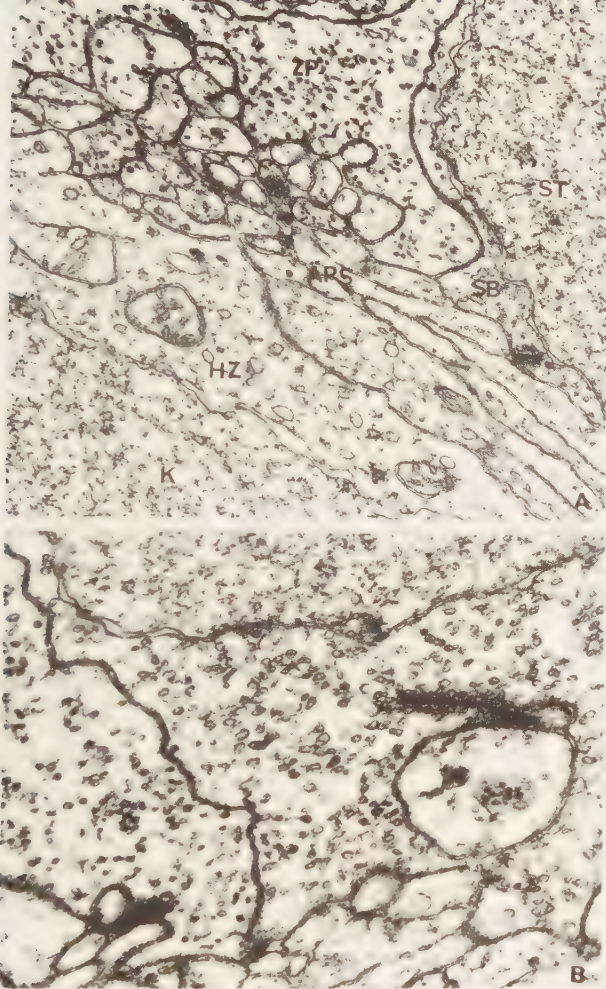


Abb. 21A und B: *Xenopus*-Larve 51. In (A) sind im oberen Teil des Bildes basale Teile von Rezeptoren getroffen. Die synaptischen Bläschen des Stäbchens (rechts im Bild) sind größer als die des Zapfens (Mitte oben). Unten Teil einer sich entwickelnden Horizontalzelle. In (B) sind die synaptischen Bläschen eines Stäbchens (rechts) und eines Zapfens (links) getroffen. Vergrößerung (A) 27400- und (B) 38000-fach



Abb. 22: Xenopus-Larve 51. Unter der Oberfläche
gelegene Zisterne einer amakrinen Zelle in Verbindung
mit granulärem endoplasmatischem Retikulum.
Vergrößerung 76000-fach

6. Stadium 53

Die basalen Teile der Zapfen enthalten eine größere Anzahl synaptischer Lamellen als die der Stäbchen. Zwischen der synaptischen Lamelle und der synaptischen Membran der Rezeptorzelle befindet sich ein stark elektronendichter halbmondförmiger "arciform process" (s. Pfeil in Abb. 23). Die synaptische Einheit der Rezeptorzelle setzt sich so zusammen, daß ein Bipolardendrit in Verbindung mit mehreren Lamellen steht, gleichzeitig treten diese mit 2 tieferliegenden Fortsätzen von Horizontalzellen (oder von einer Horizontalzelle) in Verbindung. Die Membranen aller 3 verschiedenen Zelltypen, besonders die post-synaptischen Membranen, erscheinen an den synaptischen Zonen elektronendicht (Abb. 23).

Die Bipolarzellen differenzieren sich in 2 Typen: Einmal sclerade, große und dunkle Formen, zum anderen liegen darunter ziemlich kleine, hellere Formen (vgl. Abb. 32). Die Erstgenannten unterscheiden sich von den letzteren dadurch, daß sie mehr Cytoplasma enthalten, außerdem 3 oder 4 Golgi-Apparate, große und runde Mitochondrien, ein spärliches endoplasmatisches Retikulum,

Ribosomen und 2 Zentriolen. Das apikale Zentriol wächst als Cilium in die Richtung der äußeren plexiformen Schicht aus (Abb. 24). Das Cytoplasma der kleinen Bipolarzellen enthält Ribosomen und wenige kleine Mitochondrien.

Die unter der Oberfläche gelegenen Zisternen sind häufiger. Sie sind zu finden in den Bipolaren, Amakrinen und Ganglienzellen (Abb. 25). Die letzteren sind nur in einer Schicht angeordnet.

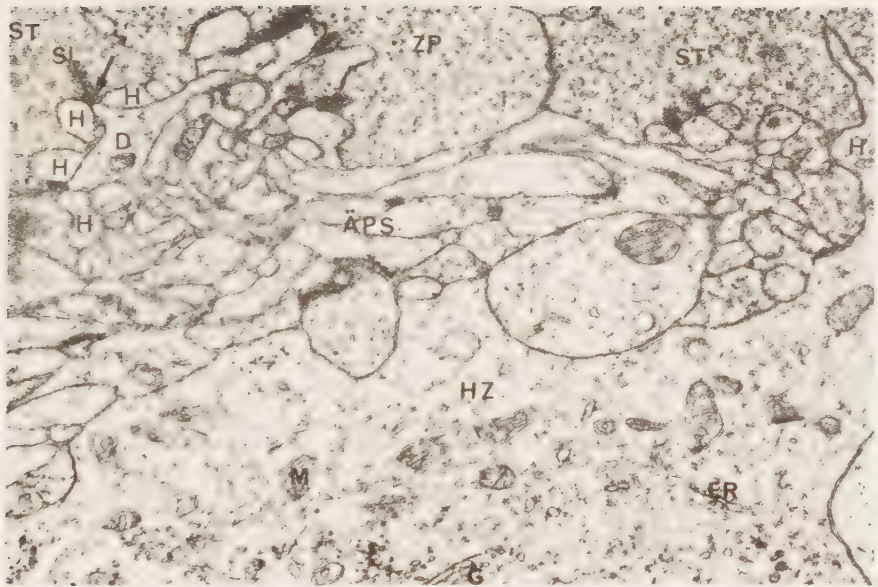


Abb. 23: Xenopus-Larve 53. Links oben im Bild ein Dendrit einer Bipolarzelle (mit mehreren Mikrotubuli) verbunden mit 2 synaptischen Lamellen einer Stäbchenzelle. Jede Lamelle ist von 2 tieferliegenden Fortsätzen von Horizontalzellen (besitzen keine Mikrotubuli) umhüllt. Rechts ein Fortsatz einer Horizontalzelle, der tief in den basalen Teil eines Stäbchens eingedrungen ist. Der Pfeil weist auf den sogenannten "arciform process" hin. Vergrößerung 18400-fach

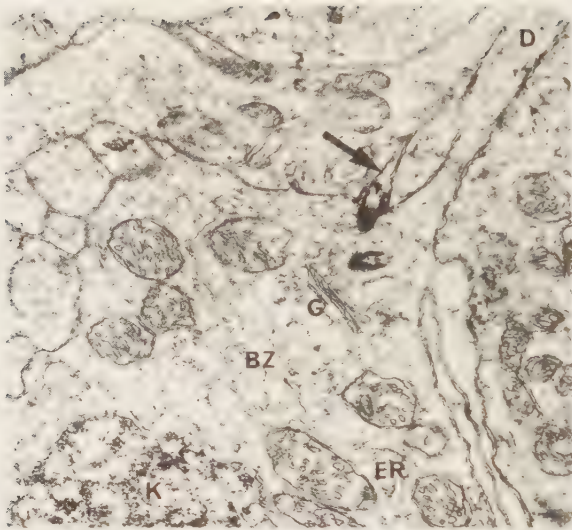


Abb. 24: Xenopus-Larve 53. Teil einer großen Bipolarzelle mit einem Dendriten und 2 Zentriolen. Der Pfeil weist auf das Cilium hin, das vom peripheren Zentriol her auswächst. Vergrößerung 23100-fach

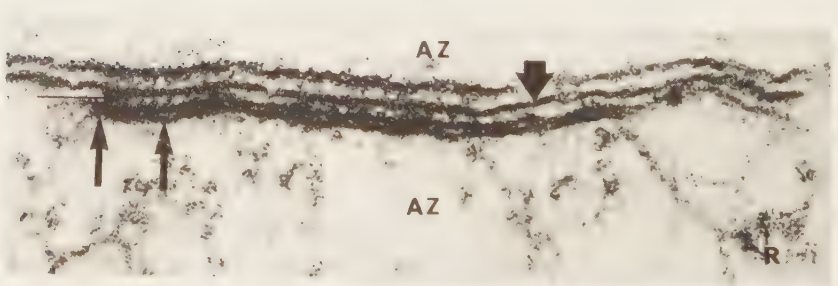


Abb. 25: Xenopus-Larve 53. Unter der Oberfläche gelegene Zisterne einer amakrinen Zelle. Der dicke Pfeil oben zeigt auf die Zellmembran. Der dünne Pfeil links weist auf die Querbrücken hin. Die Zisterne zeigt sich gelegentlich als pentalaminare Struktur (s. Pfeile unten). Vergrößerung 188100-fach

7. Stadium 58

Die Säckchen des Stäbchen-Außensegments sind deutlich durch die Zellmembran vom außerzellulären Raum getrennt, und die Einfaltungen dehnen sich in zentraler Richtung aus. Diese Einfaltungen fehlen beim Zapfen, und die Säckchen treten dort unmittelbar mit dem außerzellulären Raum in Verbindung (Abb. 27 und 29). Die Mitochondrien des Zapfenellipsoids sind elektronendichter als die des Stäbchens. Die inneren Mitochondrien des Zapfenellipsoids treten in engen Kontakt mit der Ölkugel, sind abgeflacht und erscheinen daher etwas länger und dichter zusammengedrängt als die äußeren Mitochondrien (Abb. 27 und 30).

Das Myoid der Stäbchen ist nun in diesem Stadium dunkler und wesentlich länger als das der Zapfen. Es enthält mehrere Schläuche von granulärem endoplasmatischem Retikulum und Golgi-Apparate. Der Kern liegt unmittelbar unter der Membrana limitans externa; im Innensegment fast aller Zapfen befinden sich Glykogen-Granula (Paraboloid?), darunter ein kurzes, helles Myoid mit normalerweise einem Golgi-Apparat und spärlichem granulärem

und agranulärem endoplasmatischem Retikulum. Die Mitte des Zapfenkerns liegt auf der Höhe der Membrana limitans externa (Abb.26, 28 und 32). Im basalen Teil der Rezeptoren befinden sich die synaptischen Lamellen; sie sind mit synaptischen Bläschen umhüllt und je mit zwei tieferliegenden Horizontalzellfortsätzen umgeben. Jeder dieser Fortsätze besitzt nur wenige Bläschen; er beschränkt sich nicht nur auf eine Synapse, sondern steht, wie der Bipolardendrit, mit mehreren in Verbindung. Dessen Membran erscheint an den synaptischen Zonen elektronendicht (Abb.31).

Die innere Körnerschicht besteht nun aus 3-4 Zellschichten (Abb.28 und 32). Die zytoplasmatische Komponente der Horizontalzellen zeigt sich wie bei Stadium 51 beschrieben wurde, jedoch erscheint sie insgesamt viel dichter (Abb.28 und 32). Die beiden Typen von Bipolarzellen sind deutlicher zu erkennen (Abb.32). Man sieht manchmal einige Zellausläufer, die in horizontaler Richtung sclerad zu den Bipolarzellen ausgedehnt sind. Diese Fortsätze sind normalerweise nebeneinander angeordnet und bilden gelegentlich eine Schicht, welche etwa $6\mu\text{m}$ im Durchmesser beträgt. Sie sind mit Mikrotubuli, Mitochondrien und Vakuolen

ausgefüllt (Abb. 28). Sie lassen sich gelegentlich in der äußeren plexiformen Schicht verfolgen. Es ist hierbei nicht zu erkennen, ob diese zu den Bipolarzellen oder zu anderen Zelltypen gehören)¹.

Die synaptischen Lamellen der kolbenförmigen Anschwellungen der Bipolaraxone sind mit denen der Rezeptorzellen vergleichbar. Sie sind jedoch kleiner als dort und jede tritt normalerweise mit 2 post-synaptischen Fortsätzen in Verbindung (Diaden = engl. dyad) (Abb. 33). Die Synapsen der Bipolaraxone lassen sich in 4 Typen unterteilen. Dies sind folgende: (1) Diaden-Synapsen, die schon oben beschrieben wurden, (2) konventionelle Synapsen der Bipolaraxone, welche mit den post-synaptischen Fortsätzen der amakrinen oder Dendriten der Ganglienzellen in Verbindung treten (vgl. Abb. 9), (3) konventionelle Synapsen der prä-synaptischen Fortsätze der amakrinen Zellen auf die Bipolaraxone (Abb. 33), und (4) wechselseitige "reciprocal" Synapsen, in denen die post-synaptischen Fortsätze der amakrinen Zellen gleichzeitig als prä-synaptische Glieder auf dieselben Bipolaraxone wirken (Dowling, 1968)².

¹ Nach Yamada und Ishikawa (1965) auch die Reptilien und Knochenfischen, nach Stell (1967) bei Selachieren festgestellt. Auch hier war keine Zuordnung dieser Fortsätze zu bestimmten Nervenzellen möglich.

² Für *Xenopus*, aber auch für *Hymenochirus* ließ sich auf Grund des vorhandenen Materials diese Beziehung nicht eindeutig nachweisen.

Die amakrinen Zellen treten nicht nur mit Bipolaraxonen in synaptische Verbindung, sondern auch mit Ganglienzellen und anderen amakrinen Zellen. Einige von diesen Fortsätzen zeigen gelegentlich Serien-Synapsen, die gleichzeitig prä- und post-synaptisch auf 2 weiteren Fortsätzen zu finden sind (vgl. Abb. 70). Die Membranen an allen synaptischen Zonen sind elektronendicht.

Die Ganglienzellen sind mehr oder weniger abgeflacht. Sie haben manchmal Cilien (wie die amakrinen und die großen Bipolarzellen), welche aus den peripheren Zentriolen ausgewachsen sind (Abb. 35). Die amakrinen und Ganglienzellen besitzen in ihrem basalen bzw. apikalen Teil Synapsen vom axo-synaptischen Typ (vgl. Abb. 42). Diese Zellen und die Bipolarzellen enthalten auch in diesem Stadium die unter der Oberfläche gelegenen Zisternen (vgl. S. 20).

Die Kerne der Müllerschen Zellen liegen im vitreaden oder mittleren Teil der inneren Körnerschicht (Abb. 28 und 32). Deren Cytoplasma ist in unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns dunkel und enthält Vakuolen, Golgi-Apparate, Mitochondrien, Ribosomen, Mikrofilamente und manchmal Zisternen

von granulärem endoplasmatischem Retikulum, die parallel zueinander angeordnet sind (Abb. 34). In der äußeren plexiformen Schicht wie auch zwischen den Rezeptoren bis zur Membrana limitans externa hin bleibt das Cytoplasma relativ hell und besitzt dort Vakuolen und leicht zu erkennende, elektronendichte Mitochondrien, wobei solche mit vielen Cristae mitochondriales häufig vorkommen (Abb. 26, 28 und 32). Die absteigenden Ausläufer der Müllerschen Zellen zwischen den amakrinen Zellen und im apikalen Teil der inneren plexiformen Schicht sind dunkler. Sie sind besonders reich an Polysomen und Ribosomen, enthalten aber auch Mitochondrien, Vakuolen und etwas granuläres endoplasmatisches Retikulum (vgl. Abb. 38). Im mittleren und basalen Teil der inneren plexiformen Schicht werden diese Ausläufer heller (Abb. 36 B), und zwischen den Ganglienzellen bis zur Membrana limitans interna hin wieder dunkler. Die Endfüßchen der Müllerschen Zellen haben außergewöhnlich elektronendichtes Cytoplasma. Dessen geformte Komponenten bestehen aus Mitochondrien, Ribosomen und granulärem und agranulärem endoplasmatischem Retikulum (vgl. Abb. 42).

In der Mitte der inneren plexiformen Schicht kommen gelegentlich versprengte Zellen vor (Abb. 36A). Diese besitzen flache Kerne und helles Cytoplasma, welches ovale und stabförmige Mitochondrien, mehrere Vakuolen und Vesikeln enthält. Weiter finden sich wenige kleine Schläuche von endoplasmatischem Retikulum und mehrere elektronendichte Körperchen (Lysosomen?) Aus jeder Zelle verlaufen 2 Fortsätze in horizontaler Richtung. Einer von diesen verzweigt sich tief in der inneren plexiformen Schicht in 2 Äste und verliert sich dort. Der andere Fortsatz ließ sich serial verfolgen. Er ist aus dem entgegengesetzten Teil der Zelle entstanden. Er läuft erst in horizontaler Richtung und steigt dann zwischen den Ganglienzellen ab (Abb. 36A, B und C). Nach Lage und Struktur dürfte es sich hierbei um Ganglienzellen handeln.

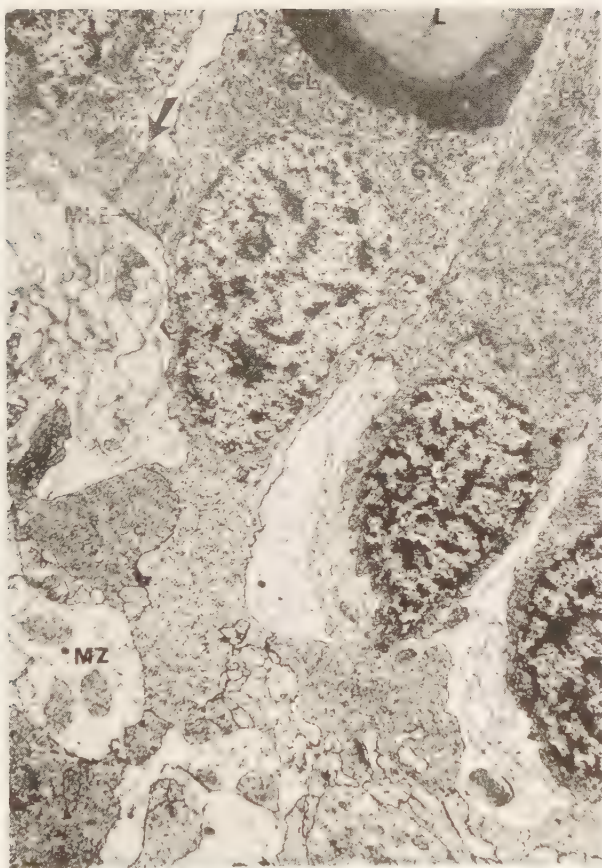


Abb. 26: Xenopus-Larve 58. Ausgereifte Stäbchen (rechts) und Zapfen (Mitte). Der Pfeil weist auf die Mikrovilli der apikalen Teile von Müllerschen Zellen hin. Vergrößerung 6000-fach

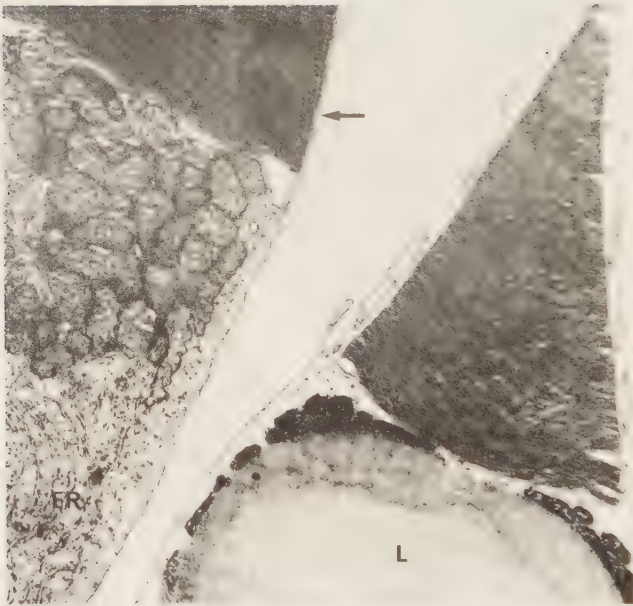


Abb. 27: Xenopus-Larve 58. Ausschnitt aus einem Stäbchen und einem Zapfen. Der Pfeil weist auf die Zellmembran des Stäbchens hin, die den Membranstapel vom außerzellulären Raum trennt. Vergrößerung 14000-fach

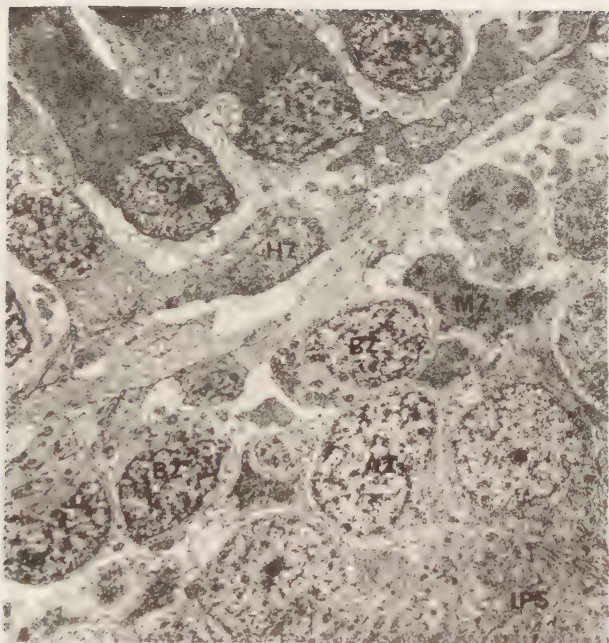


Abb. 28: *Xenopus*-Larve 58. Übersichtsbild über den mittleren Teil der Retina. Zwischen Horizontal- und Bipolarzellen mehrere Ausläufer, die sich in horizontaler Richtung ausdehnen. Unten eine amakrine Zelle mit langem Fortsatz. Vergrößerung 3400-fach

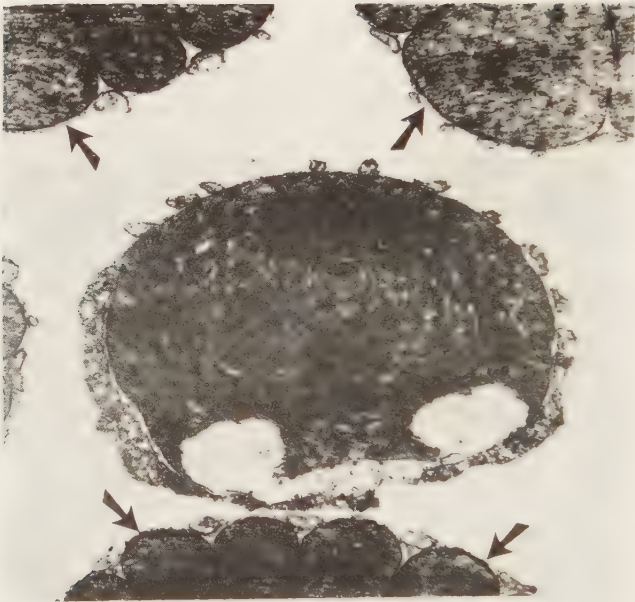


Abb. 29: *Xenopus*-Larve 58. Querschnitt durch ein Zapfen-Außensegment (Mitte) und 3 Teile von Stäbchen-Außensegmenten. Die Pfeile weisen auf die Zellmembran des Stäbchens hin, welche die Säckchen vom außerzellulären Raum trennt. Die Einfaltungen befinden sich nur in den Außensegmenten der Stäbchen und dehnen sich in zentraler Richtung aus. Der Membranstapel beider Zelltypen ist mit mehreren Kelchfortsätzen umhüllt. Vergrößerung 1680 $\times$.

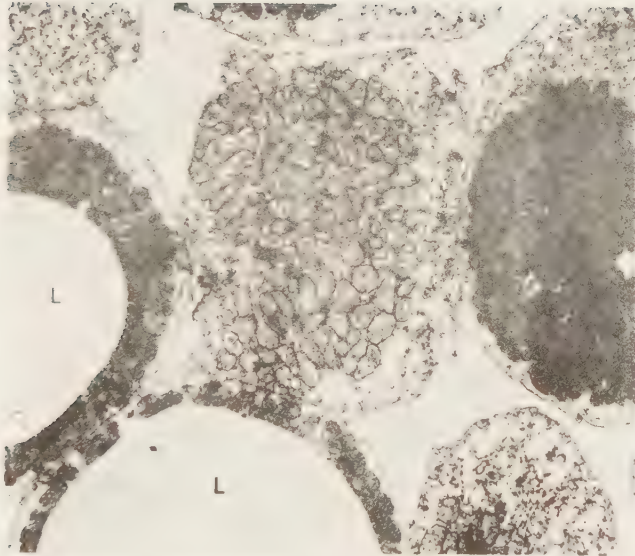


Abb. 30: Xenopus-Larve 58. Querschnitt durch Ellipsoide der Stäbchen und Zapfen. Die Mitochondrien des Zapfens zeigen sich elektronendichter, z.T. größer und dichter zusammengedrängt als die des Stäbchens. Basalkörper eines Stäbchens (in der Mitte des Bildes) ist getroffen. Vergrößerung 9000-fach

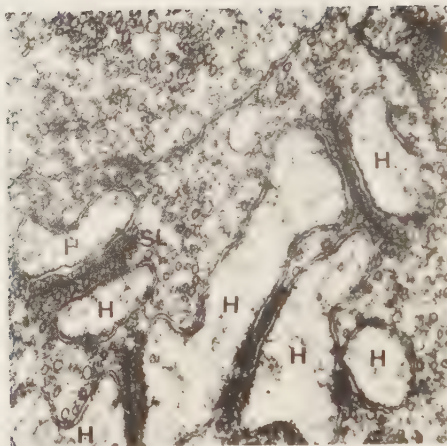


Abb. 31: Xenopus-Larve 58. Die Abbildung zeigt einen Querschnitt durch basale Teile von Rezeptorzellen. Jede synaptische Lamelle ist mit 2 tieferliegenden Fortsätzen von Horizontalzellen umhüllt. Diese Fortsätze enthalten wenige Bläschen und deren Membranen erscheinen an den mutmaßlichen synaptischen Zonen elektronendicht. Vergrößerung 38000-fach.

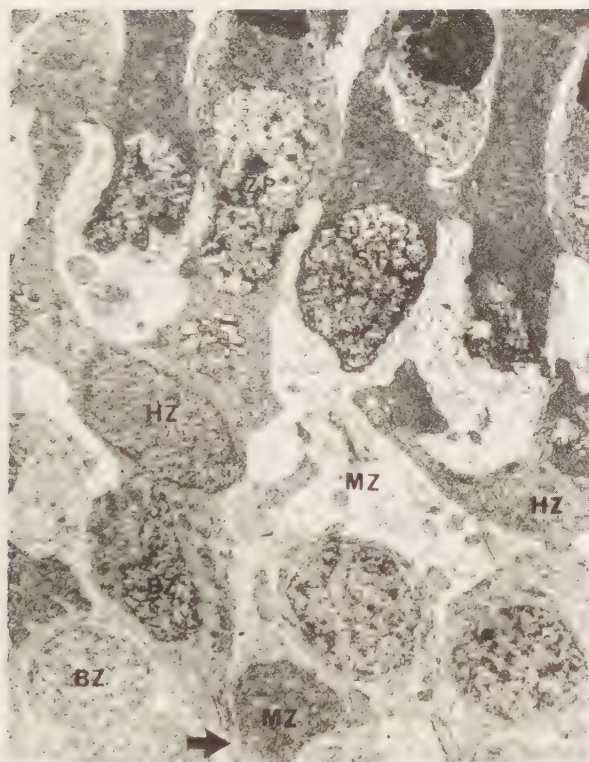


Abb. 32: *Xenopus*-Larve 58. Übersichtsbild über den mittleren Bereich der Retina zeigt 2 Arten von Bipolarzellen; dunkle Zellen mit viel Cytoplasma und helle, runde Zellen mit einem schmalen perinukleären Zytoplasmasaum. Der Pfeil weist auf das Axon einer großen Bipolarzelle hin. Vergrößerung 4250-fach.

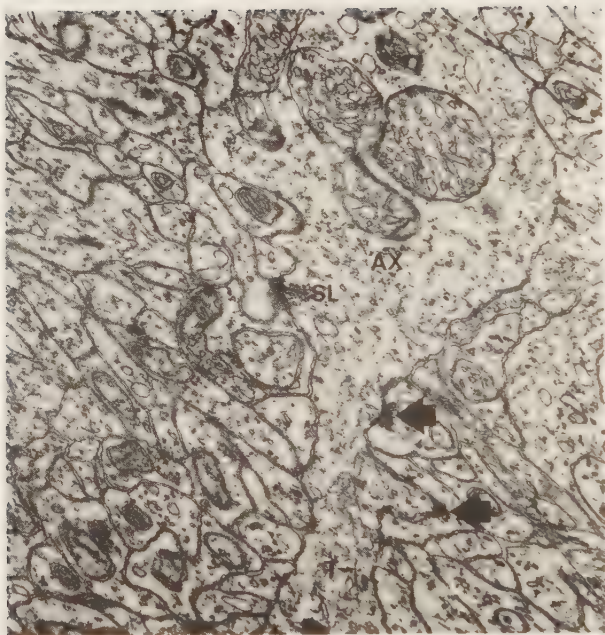


Abb. 33: *Xenopus*-Larve 58. Ausschnittvergrößerung aus der inneren plexiformen Schicht zeigt Teile eines Bipolaraxons mit einer synaptischen Lamelle. Die Pfeile weisen auf 2 Synapsen hin. Vergrößerung 25600-fach.

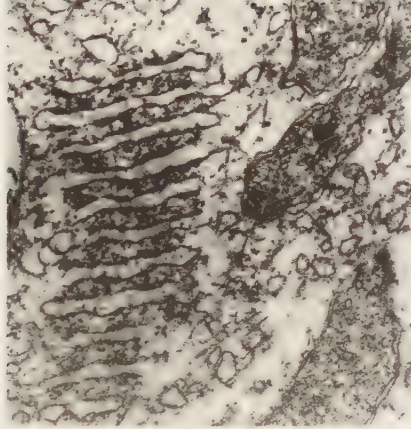


Abb. 34: Xenopus-Larve 58. Teil einer Müllerschen Zelle mit granulärem endoplasmatischem Retikulum, dessen Lamellen parallel zueinander geordnet sind. Vergrößerung 37500-fach.

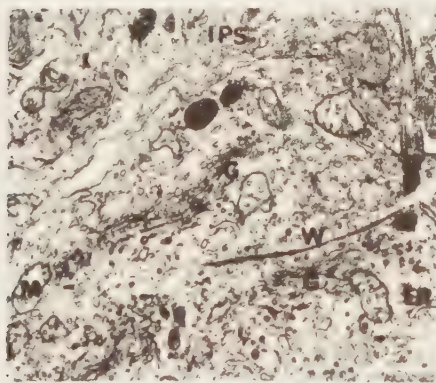


Abb. 35: Xenopus-Larve 58. Apikaler Anschnitt einer Ganglienzelle mit mehreren Golgi-Apparaten und 2 Zentriolen. Das apikale Zentriol wächst in die innere plexiforme Schicht als Cilium aus. Vergrößerung 19200-fach

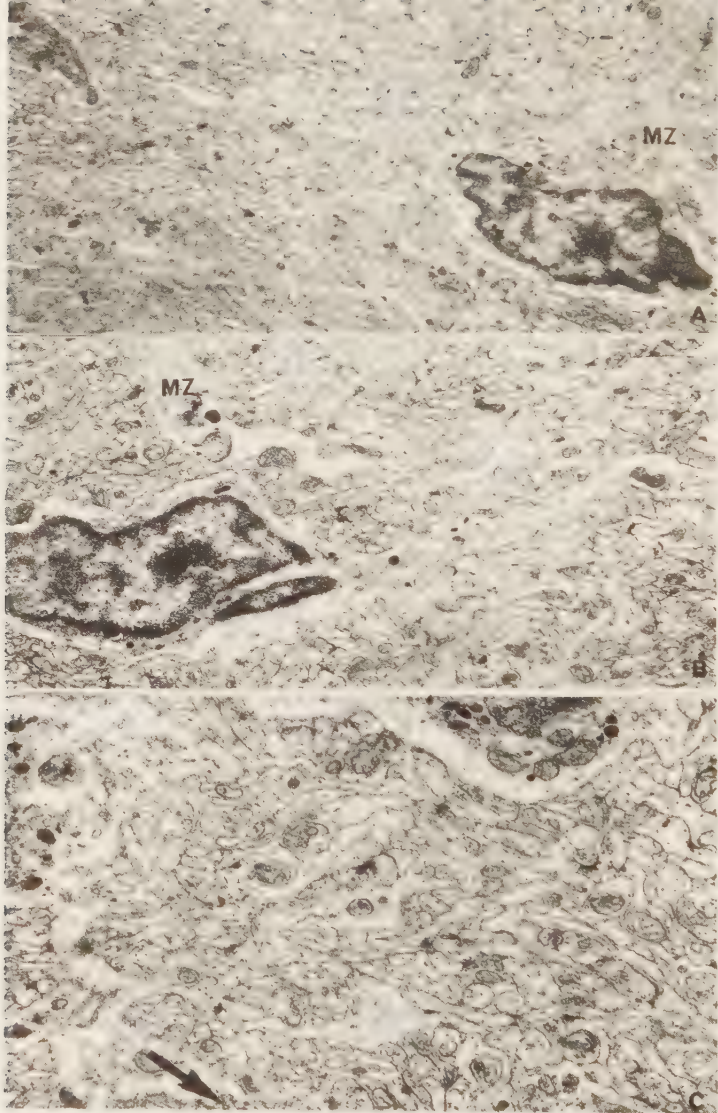


Abb. 36A, B und C: *Xenopus*-Larve 58. Serienschritte durch die innere plexiforme Schicht. In (A) sind 2 versprengte Zellen getroffen, in (B) ein Fortsatz einer dieser Zellen mit hellem Cytoplasma, in (C) steigt dieser Fortsatz in die Richtung der Ganglienschicht ab (Pfeil unten); oben im Bild zeigt sich ein Teil der anderen versprengten Zelle. Vergrößerung (A) 7000-, (B) 8000- und (C) 15000-fach

8. Adultes Stadium

Zwischen dem sich in der Metamorphose befindenden Stadium 58 und dem adulten Tier waren nur unbedeutende Unterschiede zu beobachten. Die horizontalen Ausläufer zwischen den Bipolarzellen und den Horizontalzellen sind stärker ausgeprägt (Abb. 37, 39 und 40), und die Ganglienzellen erscheinen mehr oder weniger flach (Abb. 37, 40 und 41). 2 von diesen Zellen dehnten ihren apikalen Teil durch ballonartiges Vordringen in die innere plexiforme Schicht aus (Abb. 42).

Versprengte Zellen in der inneren plexiformen Schicht findet man auch im adulten Tier (Abb. 40).

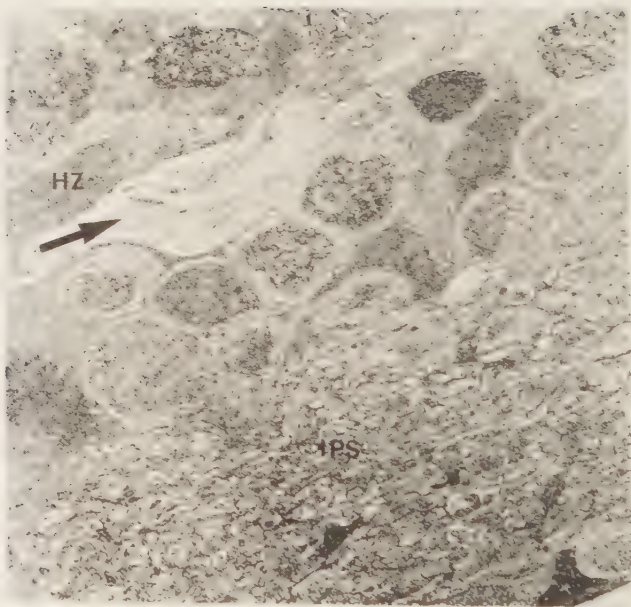


Abb. 37: Xenopus-Adult. Übersichtsbild. Der Pfeil weist auf die horizontalen Ausläufer im scleraden Teil der inneren Körnerschicht hin. Unten rechts die abgeflachten Ganglienzellen. Vergrößerung 3400-fach

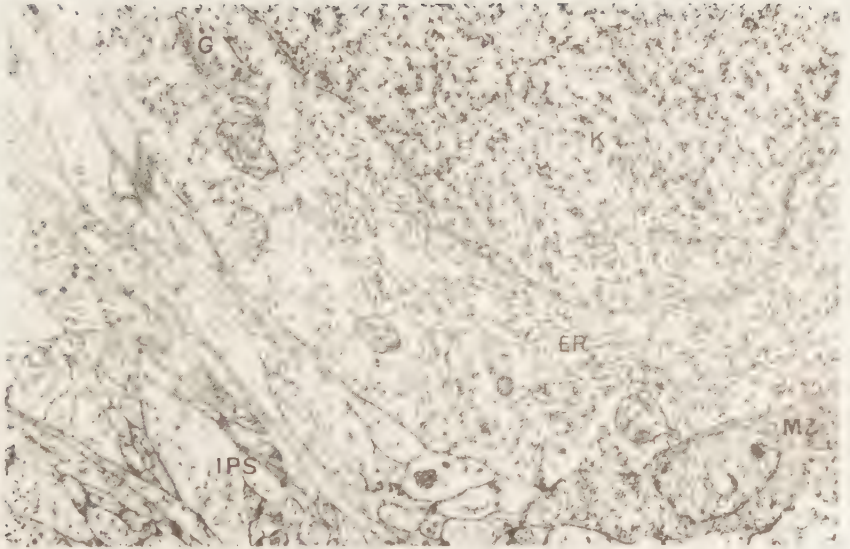


Abb. 38: Xenopus-Adult. Ausschnitt aus einer amakrinen Zelle mit ausgereiftem Nissl-Körper. Unten Teil einer Müllerschen Zelle mit zahlreichen Polysomen. Vergrößerung 18000-fach

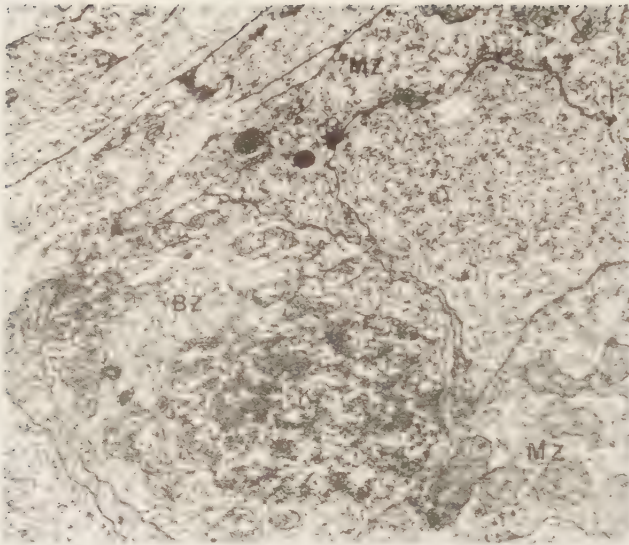


Abb. 39: Xenopus-Adult. Oben links im Bild sind die horizontalen Ausläufer über den Bipolarzellen getroffen. Vergrößerung 12000-fach



Abb. 40: Xenopus-Adult. Die Abbildung zeigt eine "versprengte Zelle" in der inneren plexiformen Schicht. Unten rechts ein Teil einer Ganglienzelle. Vergrößerung 4250-fach

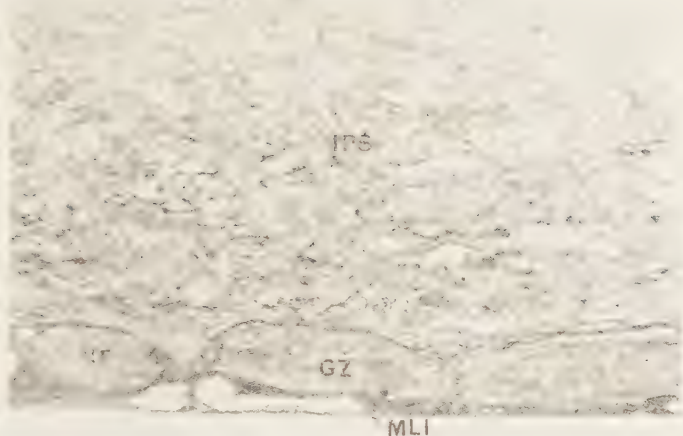


Abb. 41: Xenopus-Adult. Unten im Bild 2 flach ausgebildete Ganglienzellen und ein Bündel von Nervenfasern.
Vergrößerung 6000-fach

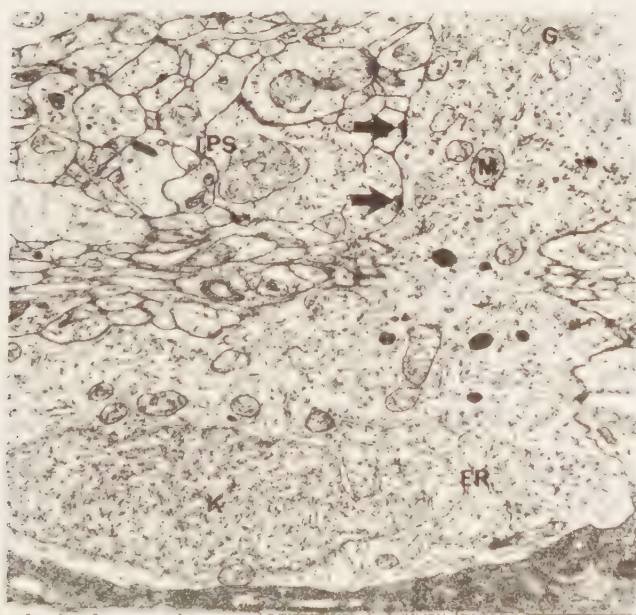


Abb.42: Xenopus-Adult. Teil einer Ganglienzelle, die ballonartig in die innere plexiforme Schicht eingedrungen ist. Unten die stark elektronendichten Basalfüßchen der Müllerschen Zellen. Die Pfeile weisen auf 2 axosomatische Synapsen auf die Ganglienzellen hin.
Vergrößerung 12000-fach.

(B) Entwicklung der Retina bei *Hymenochirus boettgeri*

1. Stadium 37/38

Die Retinae dieses Stadiums von *Hymenochirus* und von *Xenopus* sind mehr oder weniger gleich (vgl. Abb. 43 mit Abb. 1). Die sich entwickelnden Rezeptorzellen sind leicht zu erkennen (Abb. 43). Das innere Segment besitzt in seinem apikalen Teil einen Basalkörper mit lateralen Füßen und einer vitreaden Wurzelfaser, ein Zentriol, Ribosomen, Vakuolen, selten Lysosomen-ähnliche Strukturen und mehrere Mitochondrien. Die letzteren sammeln sich um ein oder mehrere Lipidtröpfchen. Im mittleren Teil des inneren Segments befinden sich häufig Schläuche von granulärem endoplasmatischem Retikulum, Golgi-Apparate, Ribosomen und wenige Mitochondrien. Unter dem ovalen Kern der Rezeptorzelle befindet sich der kleine basale Teil, welcher granuläres und agranuläres endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien und kleine Körperchen (wahrscheinlich Ribosomen) enthält (Abb. 46). Die synaptischen Lamellen sind noch nicht ausgebildet. Synaptische Bläschen und granuläre Vesikel treten selten auf (Abb. 46).

Die äußeren Segmente bilden sich, wie bei der *Xenopus*-Larve, zuerst im dorsalen Teil der Retina. Sie sind nur in wenigen Rezeptorzellen entwickelt (Abb. 45). Das ciliäre Verbindungsstück entsteht aus 2 tubulären Schichten. Die innere Schicht ist aus 9 Doppelfilamenten gebildet. Die äußere tubuläre Schicht ist mit der inneren durch Querbrücken verbunden und gleichzeitig mit der Zellmembran verschmolzen (Abb. 45). Eines dieser Verbindungsstücke ist bereits tief zwischen die Pigmentzellen in das Pigmentblatt eingedrungen (Abb. 44).

Die äußere und innere plexiforme Schicht sehen am Anfang ihrer Entwicklung mehr oder weniger gleich aus wie im entsprechenden Stadium von *Xenopus* (vgl. Abb. 43 mit Abb. 1). Die präsumptive innere Körnerschicht besteht aus 4-5 Zellschichten. Die "Ganglienschicht" ist 1-2 Zellschichten stark in der Mitte der Retina, 2-3 an der Peripherie. Jeder Neuroblast in diesen beiden Schichten enthält einen ovalen oder stabförmigen Kern, endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien, Lipidtröpfchen, Golgi-Apparate und Lysosomen-ähnliche Strukturen. Die Neuroblasten, die in unmittelbarer Nachbarschaft der sich entwickelnden äußeren bzw. inneren plexiformen Schicht liegen, enthalten

mehr zytoplasmatische Komponenten (Abb. 43),
manchmal auch 2 Zentriolen.



Abb. 43: Hymenochirus-Larve 37/38. Übersichtsbild über die sich entwickelnde Netzhaut. Oben im Bild ein äußeres Segment einer Rezeptorzelle. Die dicken Pfeile weisen auf erste Anfänge der Bildung der äußeren und der inneren plexiformen Schicht hin. Der dünne Pfeil rechts zeigt auf ein "Axon" einer sich entwickelnden Bipolarzelle. Vergrößerung 5100-fach

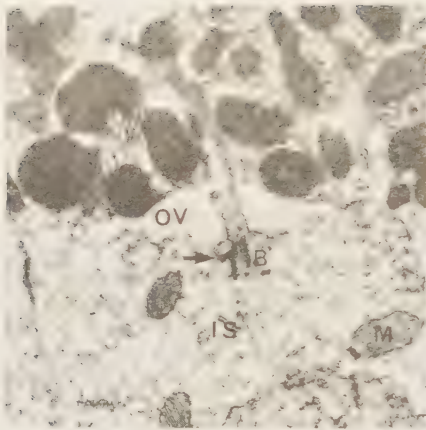


Abb. 44: Hymenochirus-Larve 37/38. Das Bild zeigt ein ciliäres Verbindungsstück einer sich entwickelnden Rezeptorzelle, welche sich tief in das Pigmentblatt hineingestülpt hat. Der Pfeil weist auf einen lateralen Fuß des Basalkörpers hin. Vergrößerung 24000-fach

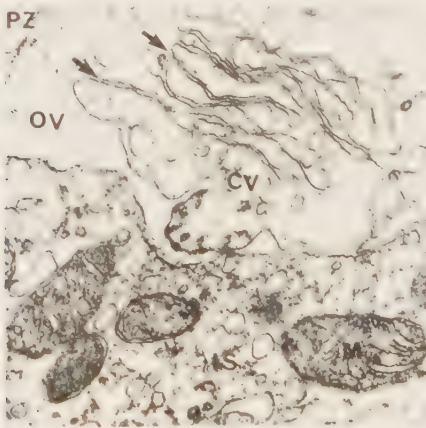


Abb. 45: Hymenochirus-Larve 37/38. Schrägschnitt durch den apikalen Bereich einer Rezeptorzelle. Das ciliäre Verbindungsstück weist 9 innere Doppelfilamente auf, die durch Querbrücken mit der äußeren tubulären Schicht verbunden sind. Die letztere ist mit der Zellmembran verschmolzen. Die Pfeile weisen auf die Invaginationen der Zellmembran hin, welche die Säckchen des sich entwickelnden äußeren Segments bildet. Vergrößerung 47500-fach

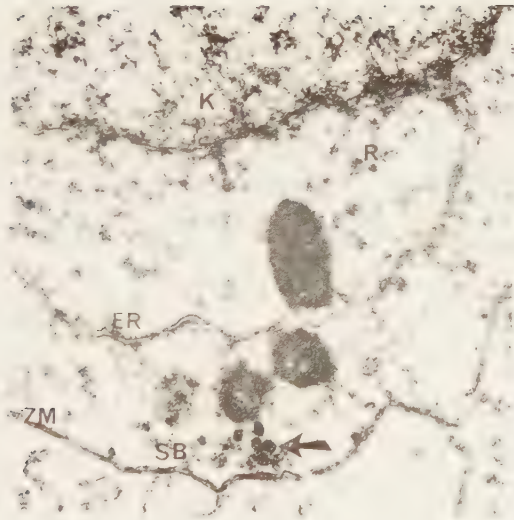


Abb. 46: Hymenochirus-Larve 37/38. Basaler Teil einer sich entwickelnden Rezeptorzelle, welche Mitochondrien, endoplasmatisches Retikulum und Polysomen enthält. Der Pfeil weist auf eine Ansammlung von granulären Vesikeln hin. Vergrößerung 38000-fach

2. Stadium 41

Die sich entwickelnden Rezeptorzellen zeigen noch keinen Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen. Deren äußere Segmente treten mit dem außerzellulären Raum in Verbindung (Abb. 47). Der basale Bereich des äußeren Segments ist von mehreren Kelchfortsätzen umgeben. Fast alle inneren Segmente der Rezeptorzellen enthalten einen oder mehrere Lipidtropfen, die manchmal eine beginnende Rückbildung erkennen lassen. Die Mitochondrien sind um den Lipidtropfen angeordnet und kommen gelegentlich mit ihm in Berührung (Abb. 47). Im basalen Teil der Rezeptorzelle befinden sich zahlreiche synaptische Bläschen und Lamellen, wobei letztere von synaptischen Bläschen umhüllt sind. Manchmal sind auch Polysomen-ähnliche Strukturen und granuläre und agranuläre Zytomembranen vorhanden (Abb. 48). Die Zellmembranen der Rezeptorzellen und die eindringenden Bipolardendriten, hauptsächlich die letzteren, erscheinen an den synaptischen Zonen elektronendicht.

Die äußere und innere plexiforme Schicht sind leicht zu erkennen. Die letztere enthält

nur ganz wenig konventionelle Synapsen, aber noch keine synaptischen Lamellen (der Bipolaraxone).

Die Müllerschen Zellen sind noch nicht erkennbar. Die Zellen der inneren Körnerschicht und der Ganglienschicht sehen mehr oder weniger gleich aus wie im Stadium 37/38. Sie enthalten jedoch einen ovalen Kern und besser ausgebildetes granuläres endoplasmatisches Retikulum.

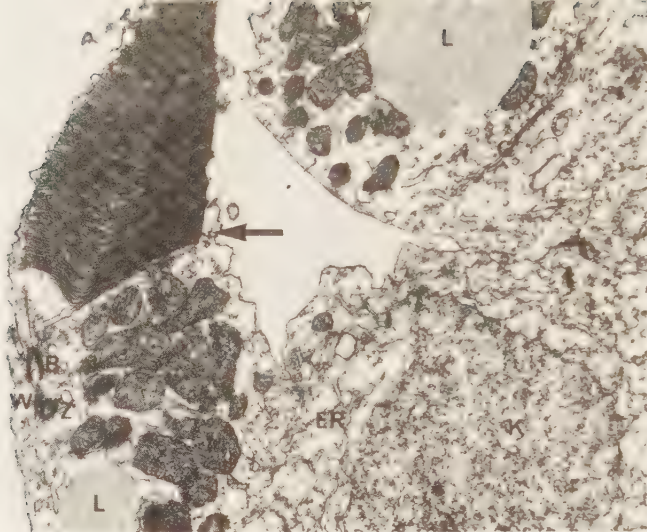


Abb. 47: Hymenochirus-Larve 41. Links im Bild inneres und äußeres Segment einer Rezeptorzelle. Der Basalkörper des Innensegments dehnt sich vitread als Wurzelfaser aus. Der Pfeil weist auf einen Kelchfortsatz hin. Vergrößerung 18200-fach

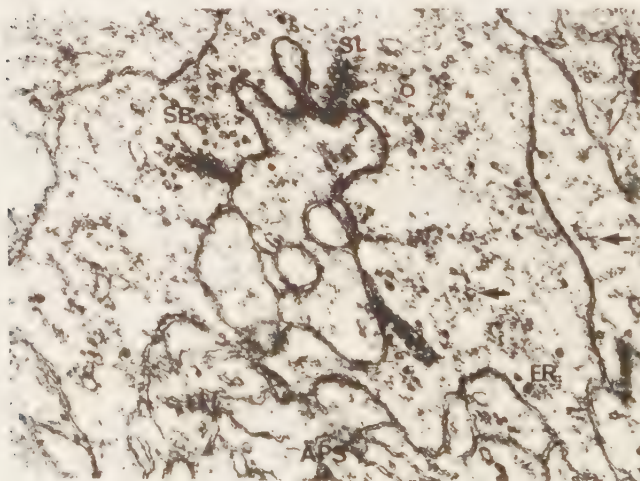


Abb. 48: Hymenochirus-Larve 41. Basaler Teil einer Rezeptorzelle mit synaptischen Bläschen und mehreren Lamellen. Die letzteren sind mit Bläschen umhüllt. Die Pfeile weisen auf Polysomen hin. Vergrößerung 38000-fach

3. Stadium 45

Die beiden Typen von Sehzellen sind erst in diesem Stadium unterscheidbar. Das Stäbchen-Außensegment erscheint mehr oder weniger zylindrisch und ist etwa gleich breit wie das Innensegment. Dessen apikaler Teil dringt manchmal tief in die Pigmentzellen ein und trennt sich dort als Phagosom ab. Vom außerzellulären Raum ist der Membranstapel des Stäbchens durch die Zellmembran getrennt. Einfaltungen sind gelegentlich sichtbar. Im Gegensatz dazu bleibt das Zapfen-Außensegment kürzer und kegelförmig. Dessen Durchmesser ist kleiner als das des Innensegments und zeigt keine Einfaltungen. Der Membranstapel bleibt in direktem Kontakt mit dem außerzellulären Raum (Abb. 49). Die Lipidtropfen sind aus allen Rezeptorzellen verschwunden. Die Mitochondrien des Zapfenellipsoids sind größer und zahlreicher ausgebildet als die des Stäbchens (Abb. 49). Der Kern des Zapfens dehnt sich mehr sclerad aus als der des Stäbchens (Abb. 50). Die basalen Teile der Rezeptorzellen enthalten vermehrt synaptische Bläschen und Lamellen, sowie endoplasmatische Membranen. Die synaptischen Bläschen der Stäbchen sind mehr konzentriert als

die der Zapfen. Der basale Teil der letzteren erscheint heller und besitzt normalerweise mehr synaptische Lamellen (Abb. 50).

Die innere Körnerschicht besteht aus 4-5 Zellschichten. Die Horizontalzellen sind noch nicht erkennbar. Die Dendriten der Bipolarzellen enthalten Mikrotubuli, Polysomen und nur wenige, runde Mitochondrien (Abb. 50). Die Bipolaraxone besitzen häufig Mikrofilamente und Tubuli, Mitochondrien und einige Bläschen. Ihre kolbenförmigen Anschwellungen in der gut ausgebildeten inneren plexiformen Schicht haben synaptische Lamellen und erscheinen besonders reich an synaptischen Bläschen. Manche von diesen Bläschen umhüllen die synaptischen Lamellen. Die sich entwickelnden amakrinen Zellen sind größer als die Bipolarzellen und enthalten mehr Zytoplasma.

Die Müllerschen Zellen sind gut zu erkennen. Ihr kompakter Kern erscheint vieleckig und stark elektronendicht. Er liegt, wie bei *Xenopus*, im vitreaden Teil der inneren Körnerschicht. Das apikale Zytoplasma der Müllerschen Zelle besitzt nur wenige zytoplasmatische Membranen (Vakuolen) und Ribosomen und dehnt sich sclerad über die *Membrana limitans externa* hinaus aus (Abb. 50).

Auf der Höhe der äußeren und inneren plexiformen Schicht besitzen diese Zellen wenige Mitochondrien. Die basalen Endfüßchen enthalten Vakuolen, außerdem Mikrofilamente, Ribosomen und eine beträchtliche Anzahl von Mitochondrien.

Die Ganglienschicht besteht normalerweise aus 2 Zellschichten. Diese Zellen besitzen ovale, dunkle und große Kerne. Die zytoplasmatische Komponente besteht hauptsächlich aus Ribosomen, Golgi-Apparaten, runden Mitochondrien mit wenigen Cristae mitochondriales und relativ wenig granulärem und agranulärem endoplasmatischem Retikulum.

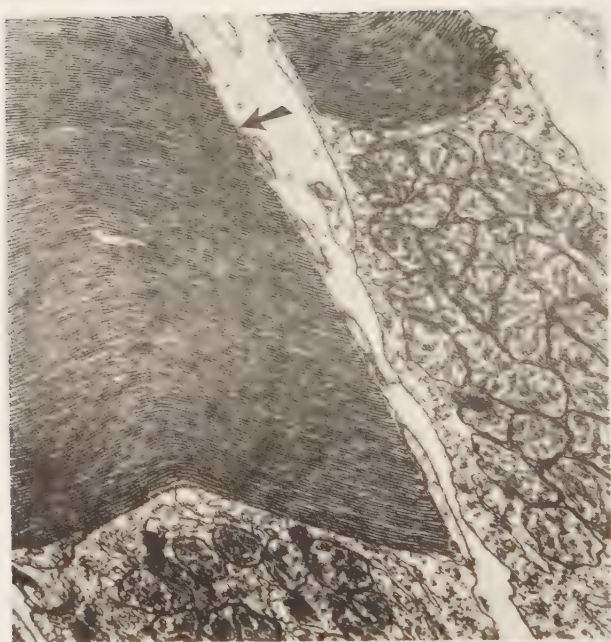


Abb. 49: Hymenochirus-Larve 45. Links im Bild ein Stäbchen; rechts ein Zapfen. Der dicke Pfeil oben weist auf die Zellmembran hin, welche den Membranstapel des Stäbchens vom außerzellulären Raum trennt. Der Pfeil links weist auf eine Einfaltung im Stäbchen-Außensegment hin. Vergrößerung 23200-fach.

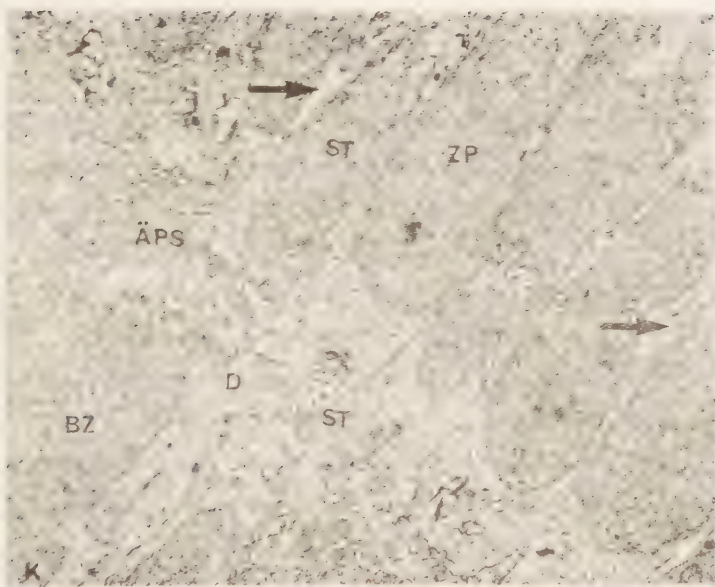


Abb. 50: Hymenochirus-Larve 45. Übersichtsbild über die basalen Teile der Rezeptorzellen, die äußere plexiforme Schicht und den scleraden Bereich der inneren Körnerschicht. Der basale Teil des Stäbchens ist elektronendichter als der des Zapfens. Der Kern des letzteren liegt mehr sclerad als der Stäbchenkern. Die Pfeile weisen auf die apikalen Teile der sich entwickelnden Müllerschen Zellen hin. Vergrößerung 6875-fach

4. Stadium 47

Der Unterschied zwischen Stäbchen und Zapfen ist deutlich wahrzunehmen (Abb. 51). Die Mitochondrien des Zapfenellipsoids sind elektronendichter und der Zapfenkern erscheint größer und etwas heller als der des Stäbchens. Das Myoid des Zapfens ist kurz. Der basale Teil des Zapfens ist hell. Dagegen erscheint der basale Teil des Stäbchens dunkler. Erstmals treten hier die sogenannten Doppelzapfen auf (Abb. 52). Der Doppelzapfen besteht aus 2 Zellen: Hauptzapfen und akzessorischem Zapfen. Die nebeneinanderliegenden Zellmembranen beider Zapfen sind an ihren ausnahmsweise langen Innensegmenten zusammengedrängt. Die basalen Teile sind aber durch die Müllerschen Zellen voneinander getrennt. Das Innensegment des Hauptzapfens ist etwas länger als das des akzessorischen Zapfens und enthält ein langes, gut ausgebildetes Myoid. Hingegen ist das Innensegment des letzteren wesentlich kürzer und besitzt in der Mitte ein stark ausgebildetes Paraboloid mit dichten Glycogen-Granula und Schläuchen aus endoplasmatischem Retikulum. Der Kern dieser akzessorischen Zapfen ist kleiner als der des Hauptzapfens und reicht nur bis auf die Höhe der

Membrana limitans externa.

In diesem Stadium von *Hymenochirus* habe ich ungewöhnliche Komponenten in manchen Rezeptorzellen gefunden. Diese sind folgende:

- (1) In den basalen Teilen einiger Stäbchen und Zapfen befinden sich eng zusammengedrückte Mitochondrien (Abb. 54 A und 56).
- (2) Die basalen Teile der Stäbchen enthalten manchmal Schläuche von granulärem endoplasmatischem Retikulum (Abb. 53).
- (3) Ein basaler Teil eines Stäbchens wurde gefunden, welcher 2 konventionelle Synapsen (ohne synaptische Lamellen) auf den Fortsätzen der äußeren plexiformen Schicht enthielt (Abb. 54 B).
- (4) Ein basaler Teil eines Zapfens nimmt Kontakt mit einem abweichend strukturierten Körperchen auf (Abb. 54 A und C).
- (5) Ein Zapfen an der Peripherie der Retina enthielt, als einzige Rezeptorzelle, ein Lipidtröpfchen. Dieses Tröpfchen ist mit mehreren Reihen von glatten endoplasmatischen Membranen umgeben (Abb. 55).

In der äußeren plexiformen Schicht befinden sich gelegentlich 2 Fortsätze, bei denen sich die

gegenüberliegenden Membranen als elektronendicht erweisen (Abb. 54 C). Die innere Körnerschicht besteht aus 4 Zellschichten. Die Horizontalzellen sind noch schwierig zu erkennen. Die Bipolarzellen in der Mitte der inneren Körnerschicht besitzen einen schmalen perinukleären Cytoplasmasaum, der hauptsächlich aus Ribosomen, Mitochondrien (mit wenigen Cristae mitochondriales) und manchmal einem Golgi-Apparat besteht. Die Dendriten und Axone der Bipolarzellen sind mit Mikrotubuli und wenigen Mitochondrien ausgefüllt. Ich habe eine versprengte Bipolarzelle gefunden, welche sich in die äußere plexiforme Schicht bis zwischen die basalen Teile der Rezeptoren hin ausdehnte (Abb. 57). Ihren apikalen Teil konnte ich nicht verfolgen. Die amakrinen Zellen sind besonders reich an endoplasmatischem Retikulum und Golgi-Apparaten. Sie weisen manchmal axo-somatische Synapsen auf (Abb. 58).

Die Müllerschen Zellen sind in diesem Stadium besser ausgeprägt. Deren Kerne liegen im vitrealen oder mittleren Bereich der inneren Körnerschicht (Abb. 56). Das perinukleäre Cytoplasma dieser Zellen ist dichter und etwas dunkler als das im apikalen

und basalen Teil. Es enthält granuläres endoplasmatisches Retikulum, Mitochondrien (mit dichten Cristae mitochondriales), Golgi-Apparate, Mikrofilamente, Ribosomen und häufig zytoplasmatische Membranen. Der apikale Teil enthält nur zytoplasmatische Membranen und Mitochondrien, die sich normalerweise unter der Membrana limitans externa ansammeln. Die Mikrovilli sind über dieser Membran ausgedehnt (Abb. 56). Die basalen Endfüßchen der Müllerschen Zellen besitzen gleiche Komponenten wie im Stadium 45, jedoch häufiger als dort (Abb. 59 und 60).

Die Ganglienzellen enthalten mehrere Golgi-Apparate, Mitochondrien, granuläres und agranuläres endoplasmatisches Retikulum, Ribosomen und 2 Zentriolen. Das periphere Zentriol wächst in die innere plexiforme Schicht als Cilium aus. Die Dendriten der Ganglienzellen drängen sich tief in die innere plexiforme Schicht vor. Sie enthalten Mikrotubuli, Mikrofilamente und einige Vesikel.

Die unter der Oberfläche gelegenen Zisternen treten häufig auf und kommen in den amakrinen und Ganglienzellen vor (Abb. 58 und 59).

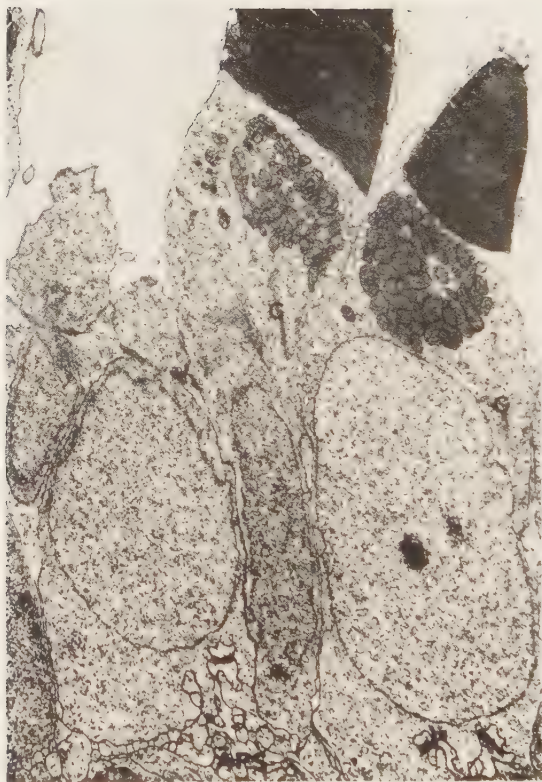


Abb. 51: Hymenochirus-Larve 47. Übersichtsbild über die Rezeptorzellen. In der Mitte des Bildes ist ein Stäbchen, rechts und links davon sind 2 Zapfen getroffen. Vergrößerung 8500-fach

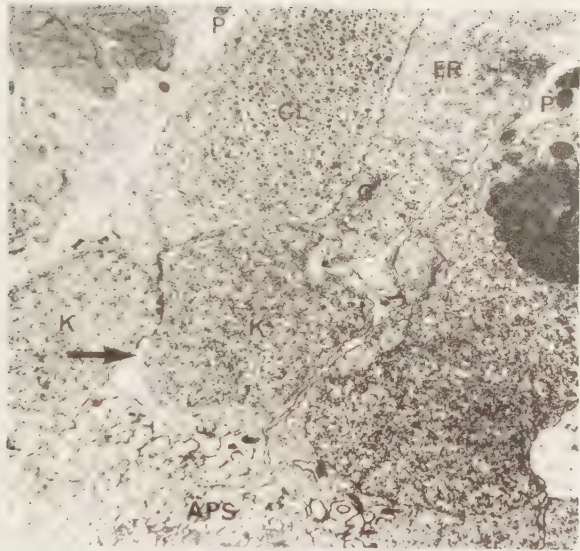


Abb. 52: Hymenochirus-Larve 47. In der Mitte des Bildes ist ein Doppelzapfen getroffen. Der Hauptzapfen (rechts) besitzt ein gut ausgebildetes Myoid. Der akzessorische Zapfen (links) enthält ein großes Paraboloide mit zahlreichen Glycogen-Granula und endoplasmatischem Retikulum. Die beiden Zellen sind an ihren Innensegmenten zusammengedrängt. Ihre basalen Teile sind aber durch die Müllerschen Zellen voneinander getrennt (Pfeil unten). Vergrößerung 8000-fach



Abb. 47: Hymenochirus-Larve 47. In der oberen Bild-
 halfte sind die basalen Teile zweier Stäbchen ge-
 schnitten, die mehrere Sackchen von granulärem endoplas-
 matischem Retikulum enthalten. Dazwischen basaler Teil
 einer Synapse mit synaptischer Lamelle. Vergrößerung
 12000-fach.

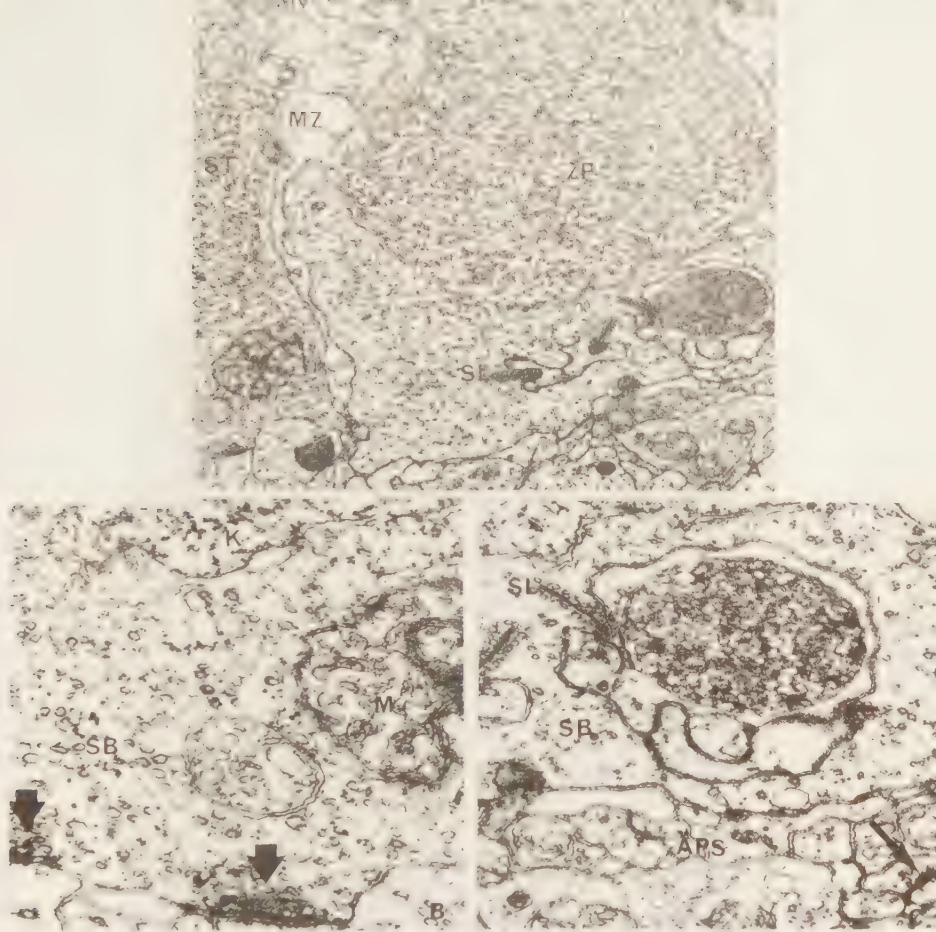


Abb. 54A, B und C: Hymenochirus-Larve 47. (A) Die Abbildung zeigt den basalen Teil eines Stäbchens mit zusammengelegten Mitochondrien und den basalen Teil eines Zapfens. (B) Starke Vergrößerung des Stäbchen-Basalteils. Die Pfeile weisen auf 2 konventionelle Synapsen mit 2 Fortsätzen in der äußeren plexiformen Schicht hin. (C) Starke Vergrößerung des Zapfen-Basalteils zeigt ein Körperchen mit granulären Vesikeln. Dieses steht mit einer synaptischen Lamelle in Verbindung. Der Pfeil weist auf 2 nebeneinanderliegende Membranen in der äußeren plexiformen Schicht hin, die elektronendicht sind. Vergrößerung (A) 16400-, (B) 54400- und (C) 38000-fach.

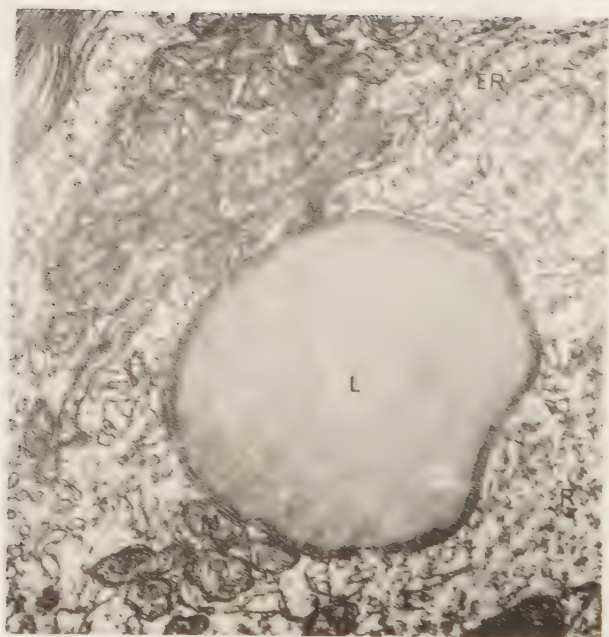


Abb. 55: Hymenochirus-Larve 47. Filippseid eines
 Zapfens aus der Peripherie der Retina. Es besitzt
 ein Lipidtröpfchen, welches von endoplasmatischen
 Netzen umgeben ist. Vergrößerung 38000-fach.

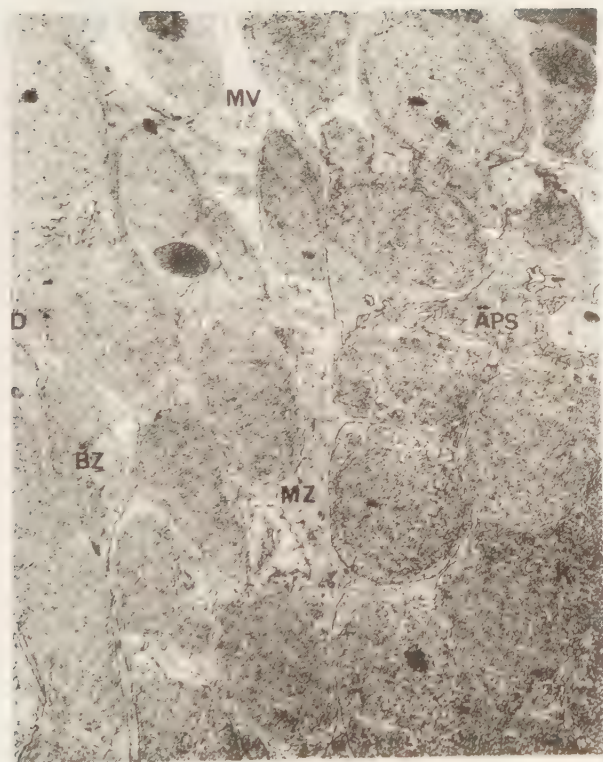


Abb. 56: Hymenochirus-Larve 47. Übersichtsbild über den mittleren Bereich der Retina. In der Mitte des Bildes ist eine Müllersche Zelle getroffen. Links oben sieht man den basalen Teil einer Rezeptorzelle mit zusammengelagerten Mitochondrien. Rechts unten der Kern einer Müllerschen Zelle. Vergrößerung 5100-fach



Abb. 57: Hymenochirus-Larve 47. Die Abbildung zeigt eine versprengte Bipolarzelle, die sich bis zwischen die basalen Teile der Rezeptoren hin ausgedehnt hat. Das Axon dieser Zelle ist unten links getroffen. Vergrößerung 5600-fach

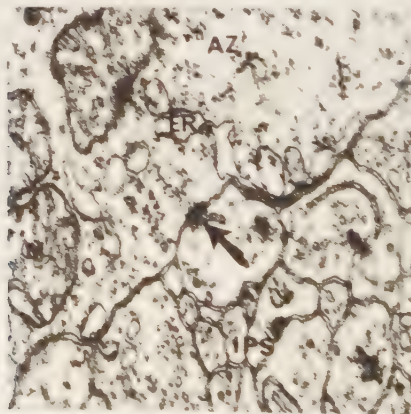


Abb. 58: Hymenochirus-Larve 47. Unter der Oberfläche gelegene Zisterne einer amakrinen Zelle, die mit dem endoplasmatischen Retikulum verbunden ist. Der Pfeil weist auf eine axo-somatische Synapse hin. Vergrößerung 4750-fach.

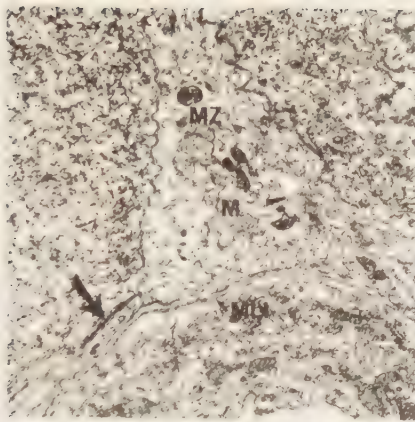


Abb. 59: Hymenochirus-Larve 48. Endothel einer Müllerschen Zelle zwischen 2 Ganglienzellen. Der Pfeil weist auf eine unter der Oberfläche gelegene Zisterne einer Ganglienzelle hin. Unten sieht man das Endothel eines kleinen Blutgefäßes in engem Kontakt mit der Membrana limitans interna. Vergrößerung 18000-fach

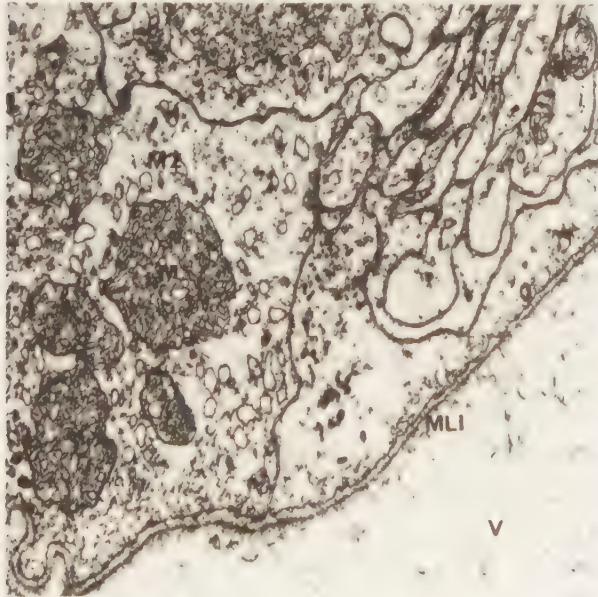


Abb. 60: Hymenochirus-Larve 17. Links im Bild zeigt sich ein Endfußchen einer Müllerschen Zelle; oben ein Teil einer Ganglienzelle; rechts ein Bündel von Nervenfasern. Vergrößerung 18000-fach

5. Stadium 51

Doppelzapfen sind auch in diesem Stadium vorhanden und leicht zu erkennen. Sie sehen wie im Stadium 47 aus (Abb. 61). Die innere Körnerschicht besteht aus 4-5 Zellschichten. Horizontalzellen sind nur selten zu finden. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß ihre Fortsätze horizontal ausgebreitet sind und ihr Zytoplasma etwas dichter und dunkler erscheint als das der Bipolarzellen (Abb. 62). Das Zytoplasma der Horizontalzellen enthält reichlich Ribosomen und Polysomen, Mitochondrien, zytoplasmatische Membranen, Golgi-Apparate und 2 Zentriolen. Die meisten Bipolarzellen besitzen einen schmalen perinukleären Zytoplasmasaum mit Ribosomen, Mitochondrien und wenigen granulären endoplasmatischen Membranen. Einige Bipolarzellen, die im scleraden Bereich der inneren Körnerschicht liegen, zeichnen sich jedoch durch reichliches und helles Zytoplasma aus, das Golgi-Apparate, Mitochondrien und endoplasmatisches Retikulum enthält (Abb. 62). Die Endfüßchen der Müllerschen Zellen sind viel dunkler und elektronendichter als im Stadium 47. Die Ganglienzellen sind nun in einer, manchmal in 2 Zellschichten angeordnet.



Abb. 61: Hymenochirus-Larve 51. Doppelzapfen. Die beiden Glieder sind unter der Membrana limitans externa durch Fortsätze Müllerscher Zellen voneinander getrennt (s. Pfeile). Vergrößerung 8400-fach



Abb. 62: Hymenochirus-Larve 51. Übersichtsbild über die innere Körnerschicht. Oben eine große Bipolarzelle mit den typischen zytoplasmatischen Komponenten. Daneben eine Horizontalzelle mit 2 Zentriolen und elektronendichtem Zytoplasma. Vergrößerung 7600-fach

6. Stadium 53

In diesem Stadium erscheint der basale Teil der Stäbchen dunkel und besitzt zahlreiche synaptische Bläschen. Deren Durchmesser beträgt durchschnittlich $430 \text{ \AA}$. Im Vergleich dazu ist der basale Teil des Zapfens etwas heller mit relativ wenigen kleinen synaptischen Bläschen (durchschnittlich $400 \text{ \AA}$) (Abb. 63). Die Horizontalzellen sind hier dunkler mit dichteren zytoplasmatischen Komponenten als im Stadium 51. Die Ganlienschicht besteht normalerweise aus einer Zellschicht.

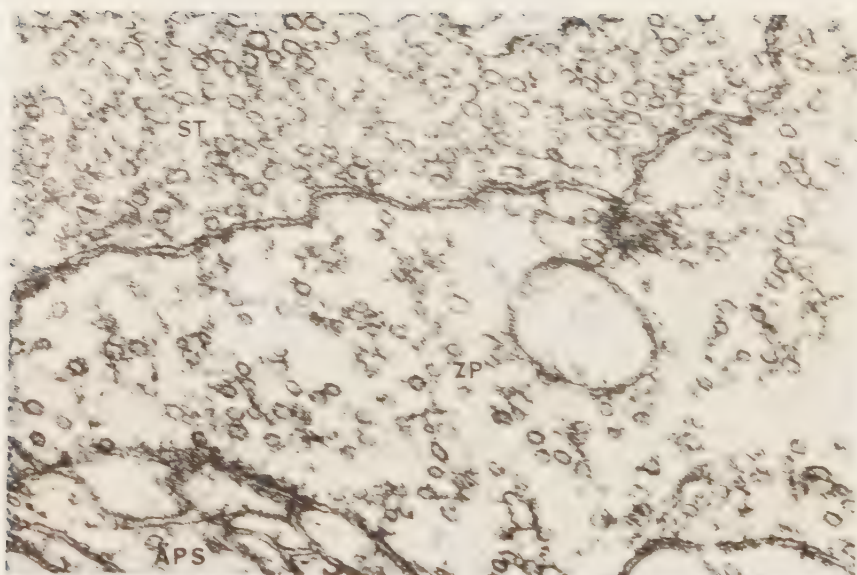


Abb. 67: Hemochirus-Larve 53. Basaler Teil eines
Strobilus und eines Tapfers. Vergrößerung 65800-fach

7. Stadium 58 und das adulte Stadium

Zwischen der Struktur der Retina des Stadiums 58 und der des adulten Tieres konnten keine sicheren Unterschiede festgestellt werden. Daher werden sie zusammen beschrieben. Das Zahlenverhältnis der Zapfen und Stäbchen ist ähnlich wie bei *Xenopus*.¹ Das Ellipsoid des Zapfens enthält etwas größere und elektronendichtere Mitochondrien mit stärker ausgebildeten Cristae mitochondriales als das Ellipsoid des Stäbchens (Abb. 64 und 65). Das Myoid des letzteren ist größer und dunkler als das Zapfenmyoid. Der Membranstapel des Zapfens ist auffallend lang und erscheint - anders als bei *Xenopus* - wie der des Stäbchens mehr oder weniger zylindrisch. Sein apikaler Teil dringt jedoch nicht in die Pigmentzellen ein und bleibt, wie in den jungen Stadien, mit dem außerzellulären Raum in Verbindung. Es fehlt auch die Einfaltung. Sein Durchmesser bleibt auch etwas kleiner als der des Innensegments (Abb. 65).

Doppelzapfen sind häufig zu finden. Der

¹ Nach Basalteilen ausgezählt: 19 Z : 20 St

Hauptzapfen entspricht dem einzelnen Zapfen, nur sein Innensegment ist etwas länger. Dagegen ist das Innensegment des akzessorischen Zapfens kürzer als das des Hauptzapfens; es besitzt ein Paraboloid und viel schwächer elektronendichte Mitochondrien (Abb. 65). Bei starker Vergrößerung eines Ausschnittes aus einem Rezeptor-Außensegment ist zu erkennen, daß die Säckchen durch Einstülpungen der Zellmembran aus 2 eng nebeneinanderliegenden Membranen, aber nicht in Verschmelzung, ausgebildet sind (Abb. 64 und 66). Einige Rezeptorzellen, meistens Zapfen, besitzen in ihren basalen Teilen Mikrotubuli, endoplasmatische Membranen und Mitochondrien, die sich in unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns ansammeln (Abb. 67).

Die innere Körnerschicht ist in 4-5 Zellschichten angeordnet. Die Horizontalzellen sind durch ihren elektrondichten Aufbau und ihren flachen Kern leicht zu erkennen (Abb. 68 und 69). Das Cytoplasma besteht aus runden oder ovalen Mitochondrien, Golgi-Apparaten, endoplasmatischem Retikulum, 2 Zentriolen, Lysosomen-ähnlichen Strukturen und elektronendichten Körperchen (Ribosomen?). Manchmal liegt das Perikaryon der Horizontalzelle

unmittelbar unter den Rezeptorzellen und tritt mit diesen, als post-synaptisches Glied, in synaptische Verbindungen (Abb. 69). Die meisten Bipolarzellen enthalten einen schmalen perinukleären Zytoplasmasaum, der aus Ribosomen, ovalen Mitochondrien, Lysosomen-ähnlichen Strukturen, einem Golgi-Apparat und etwas granulärem und agranulärem endoplasmatischem Retikulum besteht. Die großen Bipolarzellen, die im scleraden Bereich der inneren Körnerschicht liegen, sind auch hier zu finden (Abb. 69). Die Dendriten der Bipolarzellen sind hauptsächlich mit Mikrotubuli ausgefüllt. Sie enthalten aber auch Zytomembranen (Abb. 68). Die Axone besitzen Mikrotubuli, Mikrofilamente, Mitochondrien und nur wenige Bläschen. Die Mitochondrien der Müllerschen Zellen sind - wie bei *Xenopus* - durch auffallend unregelmäßige Cristae mitochondriales charakterisiert (Abb. 67, 68 und 69).

Die verschiedenen Typen von Synapsen in der inneren plexiformen Schicht, die in der *Xenopus*-Larve 58 beschrieben wurden, sind auch hier zu finden. Die kolbenförmigen Anschwellungen der Bipolaraxone enthalten synaptische Lamellen, Mitochondrien und häufig synaptische Bläschen. Die Fortsätze der

amakrinen Zellen besitzen keine Lamellen. Sie enthalten Mitochondrien und relativ wenige Bläschen (Abb. 70). Die Ganglienschicht besteht aus nur einer Zellschicht. Die mutmaßlichen Dendriten dieser Ganglienzellen enthalten keine synaptischen Bläschen, sondern nur agranuläre zytoplasmatische Membranen und manchmal Mikrofilamente.

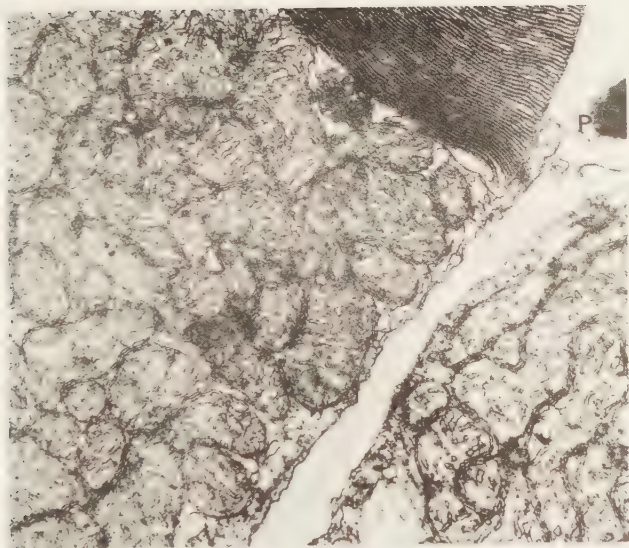


Abb. 64: Hymenochirus-Larve 58. Links im Bild Ausschnitt eines Zapfens; rechts Teil eines Stäbchens. Das Ellipsoid des Zapfens besitzt größere und elektronendichtere Mitochondrien als das Ellipsoid des Stäbchens. Auch sind häufiger Cristae mitochondriales ausgebildet. Vergrößerung 38000-fach



Abb. 65: Hymenochirus-Adult. In der Mitte des Bildes Doppelzapfen; rechts davon ein einzelner Zapfen. Links und rechts außen sind 2 Stäbchen getroffen. Die Membranstapel der Zapfen sind auffallend lang und mehr oder weniger zylindrisch. Das Ellipsoid des akzessorischen Zapfens enthält weniger elektronendichte Mitochondrien als das Ellipsoid des Haupt- und des einzelnen Zapfens. Der Pfeil weist auf eine Einfaltung eines Stäbchen-Außensegments hin. Vergrößerung 6875-fach

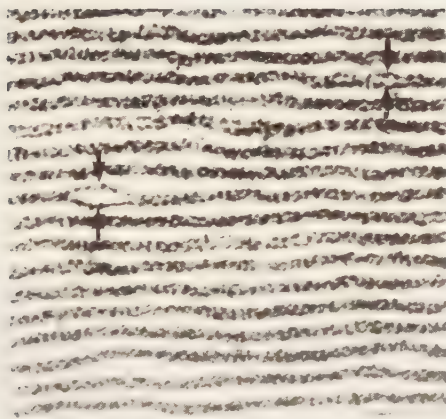


Abb. 66: Hymenochirus-Adult. Teil eines Zapfen-
Außensegments. Die Pfeile weisen auf die Doppel-
membranen hin, die die Säckchen durch wiederholte
Ein- und Ausstülpungen der Zellmembran bilden.
Vergrößerung 228250-fach

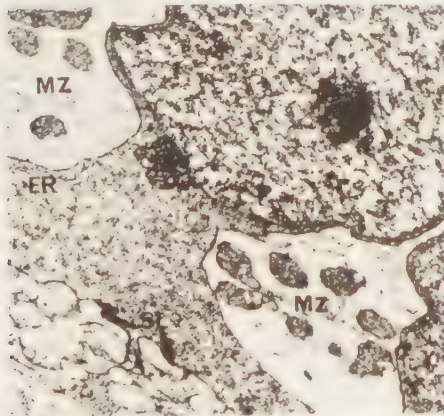


Abb. 67: Hymenochirus-Adult. Basaler Teil eines
Zapfens mit zusammengedrängten Mitochondrien in
unmittelbarer Nachbarschaft des Kerns und granuläre
endoplasmatische Membranen. Vergrößerung 12000-fach

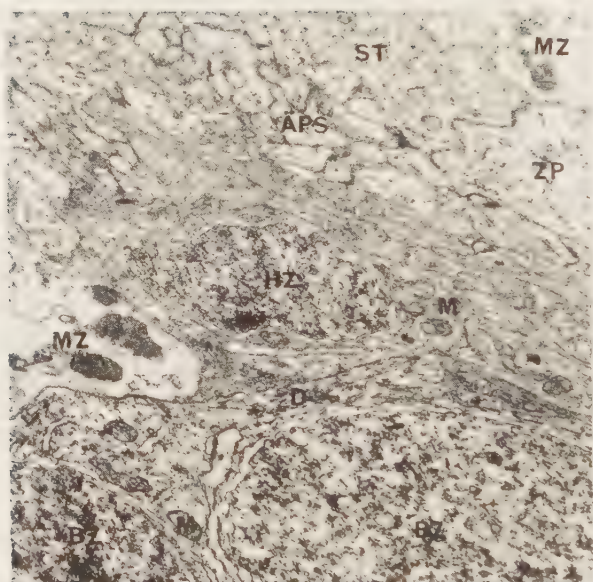


Abb. 66: Hymenochirus-Adult. In der Mitte des Bildes sieht man eine Horizontalzelle; unten 2 Bipolarzellen. Ein Dendrit der linken Bipolarzelle ist getroffen; er enthält mehrere Mikrotubuli und zytoplasmatische Membranen. Vergrößerung 17200-fach

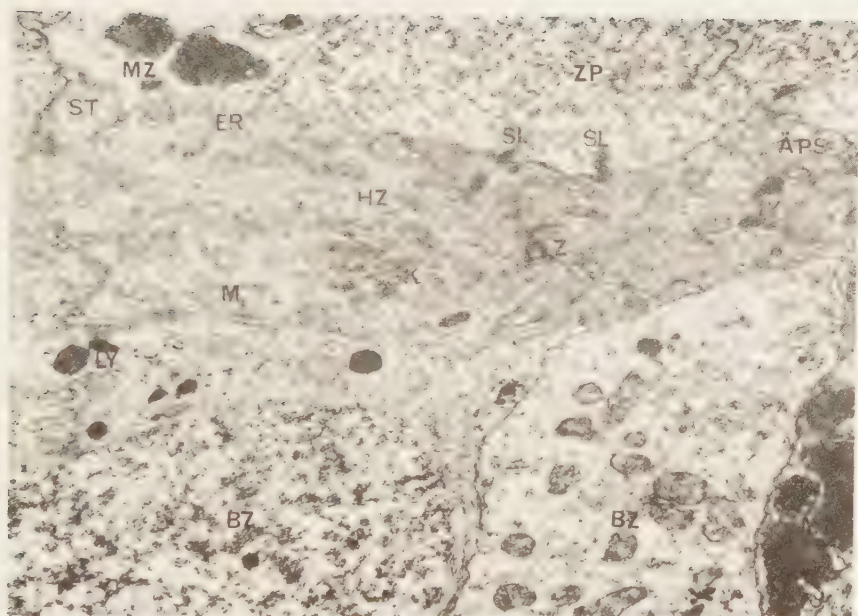


Abb. 69: Hymenochirus-Adult. Die Abbildung zeigt eine Horizontalzelle (mit dichten zytoplasmatischen Komponenten) und 2 Bipolarzellen. Der Zapfen oben tritt unmittelbar mit dem Perikaryon der Horizontalzelle in synaptische Verbindung. Die rechte Bipolarzelle enthält großen Zytoplasmaanteil. Vergrößerung 16500-fach

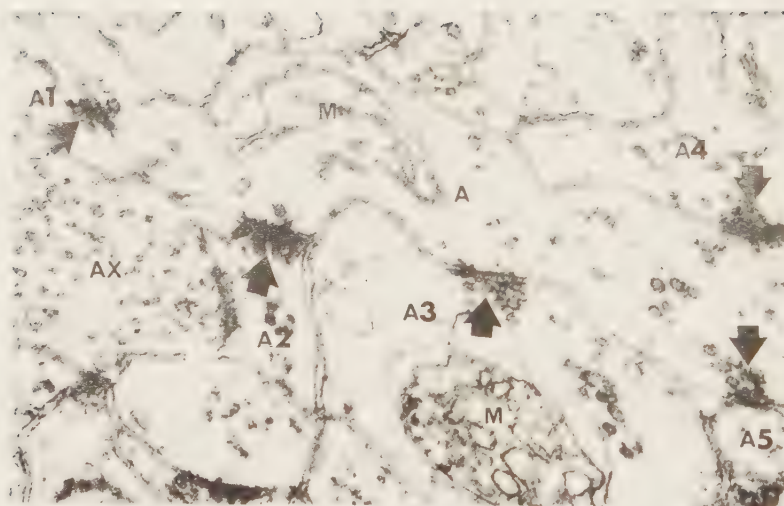


Abb. 70: Hymenochirus-Adult. Ausschnittsvergrößerung aus der inneren plexiformen Schicht zeigt eine Serien-Synapse. Der Fortsatz einer mutmaßlichen amakrinen Zelle (A) nimmt Kontakt auf, als post-synaptisches Glied, mit den Fortsätzen A1, A2, A3 und A4. Gleichzeitig wirkt er, als prä-synaptisches Glied, auf den Fortsatz A5. Vergrößerung 67800-fach

IV. DISKUSSION

In früheren Untersuchungen hinsichtlich der Entwicklung des Außensegments der Rezeptorzellen wurde die Meinung vertreten, daß das Außensegment am Anfang der Entwicklung zahlreiche Vesikel besitzt, und die Säckchen durch Verflachung und Orientierung dieser Vesikel, die aus der Zellmembran entstehen, ausgebildet werden. Tokuyasu und Yamada (1959, 1960) beschrieben, daß die Entstehung der Vesikel am scleraden Ende des Außensegments zustande kommt. De Robertis und Lasansky (1960) berichteten, daß sich die Bildung der Vesikel auf die laterale Seite beschränkt. Meller (1968) glaubte, daß die Vesikel entweder durch Invagination der Zellmembran oder lokal im Zytoplasma selbst entstehen, sich später in lange Schläuche umwandeln und als geldrollenartige Scheibchen ansammeln.

Nilsson (1964b) hatte dieses Problem sorgfältig untersucht. In seiner Arbeit über die Entwicklung des Außensegments bei Larven von *Rana pipiens* stellte er fest, daß die zu langsame Fixierung der Rezeptorzellen eine künstliche Bildung von Vesikeln verursacht. Unter guten Fixierungsbedingungen entstehen solche nicht (vgl. auch Eakin, 1965). Nilsson beobachtete, daß die

Zellmembran des inneren Segments sich erst sclerad ausdehnt; dann sendet das apikale Zentriol (Basalkörper) Filamente in die Aussackung und bildet das ciliäre Verbindungsstück. Gleichzeitig stehen die sich entwickelnden Fortsätze des Pigmentepithels in enger Beziehung zu der Aussackung. Im fortgeschrittenen Stadium der Entwicklung stülpt sich die Zellmembran in den mehr basalen Bereich dieser Aussackung hinein. Die ausgebildete Invagination (Säckchen) bewegt sich apikalwärts. Durch Wiederholung dieses Vorgangs wird Säckchen nach Säckchen basal hinzugefügt. Die vorliegenden Befunde stimmen mit denen von Sjöstrand (1959), Nilsson (1964 b) und Olney (1968) darin überein, daß die Säckchen als wiederholte Invagination der Zellmembran ausgebildet werden und diese rechtwinklig auf der Längsachse der Rezeptorzelle orientiert sind.

Bei ausgewachsenen Tieren behalten die Säckchen der Zapfen-Außensegmente ihre Verbindung mit der Zellmembran. Bei den Stäbchen-Außensegmenten dagegen ist dies nur für diejenigen Säckchen der Fall, die der Basis am nächsten liegen (Cohen, 1963 und 1970; Nilsson, 1964 a, 1965; Sjöstrand, 1959). Die alten Säckchen trennen sich ab, in dem sie sich sclerad bewegen. Später nehmen die Einfaltungen der Stäbchen

von der Peripherie her zentralwärts zu (vgl. Cohen, 1972; Nilsson, 1964 b, 1965; Sjöstrand, 1949, 1953 a; Sjöstrand und Elvfin, 1957). Die Bedeutung dieser Einfaltungen ist jedoch noch unbekannt.

Durch Verwendung undurchsichtiger Tracer (Lanthan- und Bariumpräzipitate) an Frosch-Rezeptorzellen konnte Cohen (1968) zeigen, daß diese alle Zapfensäckchen durchdrangen, während die Stäbchensäckchen unberührt blieben, abgesehen von den mehr basalen oder den wahrscheinlich verletzten Säckchen. Diese Ergebnisse stützen die Ansicht, daß die Zapfensäckchen mit dem außerzellulären Raum in Verbindung stehen, während die Stäbchensäckchen von außerzellulären Raum isoliert sind. Sie weisen auch darauf hin, daß die zwei Membranen des Säckchens sich eng nebeneinander legen, aber nicht miteinander verschmelzen.

Nilsson und Crescitelli (1969, 1970) haben das Elektoretinogramm (ERG) des sich entwickelnden Auges von *Rana catesbiana* und *R. pipiens* aufgestellt. Sie fanden, daß die Rezeptorzellen die Lichtenergie (rein negatives Potential) erst nach Ausbildung von einigen Säckchen aufnehmen. Das positive Potential (Leitung der optischen Erregung) konnte erst später gemessen

werden, wenn sich die synaptischen Rezeptorverbindungen voll entwickelt hatten. Demgemäß ist anzunehmen, daß die Larven von *Xenopus* und *Hymenochirus* vom Stadium 41 an sehen können.

Autoradiographische Untersuchungen über die ausdifferenzierten Rezeptorzellen zeigen an, daß sich die Säckchen der Außensegmente wohl in den Stäbchen, aber nicht in den Zapfen fortwährend neu bilden. Die kontinuierliche Neubildung der Stäbchensäckchen erfolgt von der basalen Seite des Außensegments her. Diese Studien zeigen, daß das neu synthetisierte Membraneiweiß vom endoplasmatischen Retikulum und von den freien Ribosomen im vitreaden Bereich des Innensegments her, über den Golgi-Apparat durch das ciliäre Verbindungsstück in das Außensegment eintritt. Die Markierung wandert dann allmählich apikalwärts, wobei eine scharfe Grenze gegen den unmarkierten Abschnitt erhalten bleibt, und erreicht nach längerer Zeit die Grenze zum Pigmentepithel (Droz, 1963; Hall et al., 1968; Young und Droz, 1968; Young, 1967, 1968, 1969, 1971a, 1971b, 1971c; Young und Bok, 1969). Durch Einwirkung der Pigmentepithelzellen erfolgt der Abbau der eindringenden Membranen der Außensegmente (Young und Bok, 1969). Bei den Zapfen ist das nicht der Fall, sondern es erfolgt der

Einbau markierter Aminosäuren gleichmäßig über das ganze Außensegment (Bok und Young, 1972; Young, 1969, 1974; Ditto, 1975). Kürzlich wurde beim Teleostier *Poecilia reticulata* nachgewiesen, daß Teile der Säckchen einzelner und Zwillingszapfen als kleine Vesikel aus dem Außensegment in den außerzellulären Raum abgeworfen werden (Yacob und Kunz, 1977).

Porter (1956); Porter und Yamada (1960); Cohen (1969) und Anh (1971) beschrieben die Feinstruktur des Myeloidkörpers in den Pigmentepithelzellen bei Fröschen. Dieser besteht aus einer Reihe von Doppelmembranen, die eine spindel- oder halbmondförmige lamellare Gestalt formen. Diese Membranen stehen parallel zueinander und verbinden sich gelegentlich mit den granulären Zytomembranen des Pigmentepithels. Mehrere Autoren sind der Meinung, daß der Myeloidkörper einen Teil eines apikalen, eindringenden Membranstapels der Rezeptorzelle darstellt. Dagegen behaupten Cohen (1969) und Young (1971a), daß er nicht von den Stäbchen-Außensegmenten und nicht von den Phagosomen abhängt. Bei *Xenopus*-Larve 45 wurden Myeloidkörper gefunden. Die Phagosomen waren aber noch nicht ausgebildet (s. Abb. 12). Dieser Befund stützt die Meinung von Cohen und Young. Die genaue Funktion des

Myeloidkörper ist noch unklar. Es kann sein, daß er eine Rolle für den Nahrungsstoffwechsel in den Pigmentzellen spielt (vgl. Dunn, 1973).

Das ciliäre Verbindungsstück wurde erst von Sjöstrand (1953b) und De Robertis (1956, 1960) elektronenoptisch untersucht. Es entsteht aus dem Basalkörper und besitzt zwei konzentrische Reihen. Die Äußere ist mit der Zellmembran zusammengeflossen und durch Septa oder Querbrücken mit der inneren Reihe verbunden. Die letztere besteht aus 9 Doppelfilamenten (Mikrotubuli). Dunn (1973); Hogan et al. (1971) berichteten, der Basalkörper selbst scheine im Querschnitt aus 9 Triplets von Tubuli zu bestehen. Die basalen Füße, die in der vorliegenden Arbeit bei *Xenopus* und *Hymenochirus* gefunden wurden, befinden sich auch in der menschlichen Retina (Hogan et al., 1971). Cohen (1965) fand, daß der Basalkörper von *Macaca mulatta* 9 basale Füße (Satelliten) besitzt. Diese Füße dienen möglicherweise als Wurzeln oder zur Stabilisierung des Ciliums. Die vitreaden quergestreiften Wurzelfasern wurden von Sjöstrand (1953b); Cohen (1960, 1961); Hogan et al. (1971) in den Stäbchen-Innensegmenten untersucht. Diese Fasern ziehen durch das Ellipsoid hindurch und enden frei im Myoid. Es

wird angenommen, daß durch das ciliäre Verbindungsstück die Energieträger und Eiweißstoffe vom Innensegment in das Außensegment übertragen werden. Wie die Transmission der elektrischen Impulse über das Cilium erfolgt, ist noch ungeklärt.

Das Vorkommen von Öltropfen ist in den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere weit verbreitet. Walls (1942) legt hierüber eine umfassende und kritische Beschreibung vor. Bisher wurde behauptet, daß bei Fröschen die ausdifferenzierten Zapfen einen Öltropfen (oder eine Ölkugel) besitzen. Die vorliegende Arbeit weist aber nach, daß die Zapfen ausgewachsener *Hymenochirus* überhaupt keine Öltropfen enthalten. Lanzavecchia (1960) beschrieb die Rezeptorzellen von jungen Larven (Stadium 37/38-49) und ausgewachsenen *Xenopus laevis*. Bei jungen Larven fand er, daß die beiden Typen von Gehzellen einen Lipidtropfen in ihrem Ellipsoid besitzen. In der vorliegenden Arbeit ist dies auch bis zum Stadium 45 der Fall. Ab diesem Stadium sind die Lipidtropfen in den Stäbchen vollständig verschwunden, während sie dagegen in den Zapfen zunehmen und als große Ölkugeln erscheinen. In *Hymenochirus* sind die Lipidtropfen vom Stadium 45 an in beiden Zelltypen verschwunden. Abbildung 55 zeigt aber einen Zapfen auf Stadium 47, welcher noch ein vermindertes

Lipidtröpfchen enthält. Dieses einsame Tröpfchen ist von mehreren Reihen von Zytomembranen umgeben. Das genaue Schicksal der verschwundenen Lipidtropfen könnte erst durch eine intensive und sorgfältige Nachforschung festgestellt werden. Berger (1964) untersuchte die Bildung der ellipsoiden Mitochondrien von neonatalen Guppies, *Lebistes reticulatis*. Er berichtete, daß die Bildung von neuen Mitochondrien im basalen Bereich des Ellipsoides erfolgt und sich die Mitochondrien von hier aus in sclerader Richtung differenzieren. In einer weiteren Arbeit (1966) vertritt er die Meinung, daß sich die scleraden Mitochondrien bestimmter Hauptzapfen von neonatalen Guppies in Öltropfen umwandeln.

Die Bedeutung der Beziehung der Ölkugel zu den umgebenen Mitochondrien bleibt immer noch eine ungeklärte Frage. Es wurde bei *Rana pipiens* nachgewiesen, daß der große Öltropfen des Hauptzapfens in engem Kontakt mit den ellipsoiden Mitochondrien steht (Craig et al., 1963). Weiterhin bemerkten Pedler und Tansley (1963), daß der Inhalt des Lipidtropfens und die Mitochondrien cristae in den Zapfen vom Gecko *Phelsuma inunguis* in enger Verbindung zueinander stehen. Die Vorstellung, daß die Ölkugeln als FarbfILTER funktionieren, wird von manchen Autoren in Frage gestellt. Dücker und Thiemann (1972) wiesen nach,

daß bei den Eidechsen *Anguis fragilis*, *Lacerta agilis* und *L. vivipara* sich die Ölkugeln erst postnatal voll entwickeln, die Tiere aber vom ersten Lebenstag an auf Farben reagieren. Dies bedeutet also, daß bei deren Photorezeptoren den farbigen Ölkugeln keine essentielle Bedeutung für das Farbensehen zukommen kann (vgl. auch Liebmann und Entine, 1968 und Munz, 1972). Weiterhin nehmen manche Autoren an, daß die Ölkugel als Sammellinse dient, welche Zusatzlicht in die Richtung auf das Außensegment hinleitet (vgl. Detwiler, 1943). Granda und Haden (1970) sind der Meinung, daß die Öltropfen der Schildkröte *Pseudemys scripta* und *Chelonia mydas* möglicherweise vor blendendem Licht schützen. Auf die Frage, ob die Ölkugeln als Energiequelle oder Lipidsammelbecken für Bildung neuen Säckchen und Mitochondriencristae anzusprechen sind, erklärte Craig et al. (1963), daß sie unverändert bleiben, ohne Rücksicht auf den Nahrungszustand des Tieres. Die genaue Funktion der Ölkugel bleibt somit noch zu klären.

Die Bedeutung der Kelchfortsätze ist unbekannt. Dunn (1966) vermutet, daß sie möglicherweise an der Übertragung von Ernährungsmaterial aus dem außerzellulären Raum auf das Innensegment teilnehmen.

Die Feinstruktur des Paraboloids wurde erst

von Carasso (1956) beschrieben. Es besteht aus glatten Zytomembranen, welche elektronendichte Granula enthalten (wahrscheinlich Glycogen). Diese Granula konzentrieren sich entweder in der Mitte des Paraboloids (granulärer Typ) oder verbreiten sich regelmäßig (membräner Typ) (Dunn, 1965, 1966). Meller und Breipohl (1965) stellten fest, daß das Paraboloid in der frühen Entwicklung sich erst als spezifische Gestalt von agranulären Zytomembranen formt und später erst die Glycogen-Granula eintreten. Das Paraboloid befindet sich in den Xenopuszapfen. Bei Hymenochirus ist es aber nur in den akzessorischen Zapfen vorhanden. Die Ansammlung von Glycogen-Granula im Paraboloid läßt vermuten, daß es sich hier wahrscheinlich um Speichergewebe für die Sehzellen handelt. Außerdem glaubt Dunn (1966), daß dieses Material durch die Müllerschen Zellen zu den Neuronen der Retina übergeleitet werden könnte.

Das Myoid des Stäbchens ist normalerweise größer als das des Zapfens. Bei den Doppelzapfen ist bemerkenswert, daß das Myoid der Hauptzapfen stärker ausgebildet ist und der akzessorische Zapfen sich durch das Vorkommen eines charakteristischen Paraboloids und durch das Fehlen eines Öltropfen unterscheidet (vgl. Dunn, 1966; Nilsson, 1964a). Nilsson (ibid.) untersuchte die verschiedenen Typen von Rezeptorzellen bei *Rana pipiens*

und fand, daß das Innensegment des Hauptzapfens und des einzelnen Zapfens ähnlich aussehen, mit der Ausnahme, daß das Myoid des Ersteren viel länger und dünner ausgebildet ist. Außerdem fand er wie in der vorliegenden Arbeit über *Hymenochirus* beschrieben wurde, daß ein stark ausgeprägtes Paraboloid sich nur im akzessorischen Zapfen befindet. Bei *Rana pipiens* erscheinen aber die Mitochondrien des akzessorischen Zapfens elektronendichter als die des einzelnen Zapfens. Auch liegen die Kerne beider Zellarten von Doppelzapfen entweder in gleicher Höhe oder es liegt der Kern des Hauptzapfens mehr vitread.

Meller (1964) untersuchte die Differenzierung der Rezeptorzellen von Hühnerembryonen. Er beschrieb, daß der basale Teil dieser Zellen in den frühen Stadien viele Ribosomen enthält und die synaptischen Bläschen sich erst in perinukleären Lagen befinden. Olney (1968) untersuchte die sich entwickelnden Sehzellen der neonatalen Maus und fand, daß die synaptische Lamelle erst als kleine, mit synaptischen Bläschen umgebende Verdichtung erscheint. Diese Verdichtung liegt gerade unter dem Kern, in der Nähe von mehreren Ribosomen. Später wandern die Lamellen vitread nach der normalen Lage aus. Nilsson

und Crescitelli (1969, 1970) beschrieben die Entwicklung des synaptischen Teils der Rezeptoren in *Rana pipiens* und *R. catesbiana*. Dieser Teil zeichnet sich im 8-Tage-Stadium gegenüber dem des Adulten durch 3 Unterschiede aus: 1. Anhäufung von elektronendichtem interzellulärem Material zwischen der Zellmembran des synaptischen Teils und den sich einstülpenden Fortsätzen der sich entwickelnden äußeren plexiformen Schicht (s. auch Meller, 1964, 1968). 2. Existenz von einzigartigem Zytoplasma, das aus besonderem strähnigem Material besteht. 3. Fehlen der synaptischen Lamellen in fast allen synaptischen Teilen. In der Weiterentwicklung verschwindet das elektronendichte Material und es werden die synaptischen Lamellen, später die synaptischen Bläschen ausgebildet. Bei *Xenopus* und *Hymenochirus* erscheinen die sich entwickelnden synaptischen Lamellen, wie von Olney für die Maus beschrieben wurde, bereits von synaptischen Bläschen umgeben (s. Abb. 4). Ribosomen-ähnliche Strukturen sind auch in den jungen Stadien vorhanden. Das Auswandern der synaptischen Lamellen habe ich aber nicht beobachtet.

Es wurde bei *Rana temporaria* nachgewiesen, daß

der synaptische Teil des Zapfens heller als der des Stäbchens erscheint und der erstere relativ weniger und kleinere Bläschen enthält; die Zapfenbläschen sind 300-500 Å, die Stäbchenbläschen 500-600 Å groß (Evans, 1966). Bei *Xenopus* sind die Zapfenbläschen durchschnittlich 550 Å, die Stäbchenbläschen 650 Å gross. Bei *Hymenochirus* sind die synaptischen Bläschen kleiner (durchschnittlich 400 Å und 430 Å). Evans (ibid.) ist der Meinung, daß mindestens einige Bläschen, wenn nicht alle, aus der prä-synaptischen Membran (der Sehzelle) entstehen. Die Funktion der synaptischen Lamellen ist bis jetzt noch nicht festgestellt. Es wird oftmals angenommen, daß die synaptischen Bläschen die Überträgersubstanz für die Erregungsleitung enthalten (De Robertis, 1958). Kürzlich fanden Meller und Tetzlaff (1977) durch Anwendung der Gefriertechnik, daß beim Huhn die basalen Teile der gut ausgebildeten Rezeptorzellen mehrere trichterförmige Löcher (Synaptoporen) in ihren synaptischen Membranen besitzen. In den post-synaptischen Membranen fanden sie gitterförmige Ansammlungen von rundlichen Körperchen, jedes etwa 10 nm, welche wahrscheinlich verschiedene Stufen von Ausfluß der synaptischen Bläschen durch die Synaptoporen darstellen

(s. auch Pfenninger und Rovainen, 1974).

Einige Larvenstadien von *Xenopus* und *Hymenochirus* sowie die adulten *Hymenochirus* besitzen manchmal im synaptischen Teil der Rezeptorzelle eine Ansammlung von Mitochondrien. Diese wurden bis jetzt nur bei den Säugetieren gefunden (vgl. Dunn, 1973). Die Existenz von Mikrotubuli im synaptischen Teil wurde von Evans (1966) bei *Rana temporaria* beobachtet. Nach ihm sehen diese Mikrotubuli in den dicken und Schrägschnitten so aus, als ob sie aus der Zellmembran abgeleitet sind. Sie spielen nach ihm möglicherweise eine Rolle in der Übertragung des Ernährungsmaterials innerhalb der Sehzelle.

Die Untersuchungen über verschiedene Wirbeltierklassen hinsichtlich der Herkunft der Zellfortsätze, welche mit den synaptischen Lamellen und Bläschen der Rezeptorzellen die synaptischen Einheiten bilden, zeigen, daß die tieferliegenden (lateralen) Fortsätze von den Horizontalzellen und die Zentralen von den Bipolarzellen gebildet werden (vgl. Boycott und Dowling, 1969; Dowling, 1968, 1970, 1976; Kolb, 1970; Missotten, 1965a, 1965b; Sjöstrand, 1970; Stell, 1965a, 1965b, 1967, 1972; Witkovsky und Dowling, 1969). Für *Xenopus*

und Hymenochirus gilt dasselbe (s. Abb. 23). Die Anzahl der synaptischen Einheiten des Zapfens übertrifft jeweils wesentlich die des Stäbchens (Lanzavecchia, 1960; Stell 1967; eigene Befunde).

Die Horizontalzellen stellen wahrscheinlich Vermittlungsneurone dar zwischen den Rezeptoren und den Bipolarzellen. Nur ein Zelltyp von Horizontalzellen wurde deutlich bei Amphibien identifiziert (Dowling und Werblin, 1969). Besonders ist zu erwähnen, daß in der Retina des adulten Hymenochirus einige Horizontalzellen gefunden wurden, die durch ihr Perikaryon direkt mit den synaptischen Lamellen und Bläschen der Rezeptorzellen in Verbindung stehen (s. Abb. 69). Daraus kann man schließen, daß die Horizontalzellen optische Erregungen aufnehmen und zu den Bipolarzellen weiterleiten.

Die basalen Kontakte zwischen den Rezeptorzellen und den Fortsätzen der äußeren plexiformen Schicht, sowie die desmosomenartigen Verbindungen in dieser Schicht (s. Abb. 54 B und C) wurden hier nur selten gefunden. Yamada und Ishikawa (1965) beschrieben desmosomenartige Verdichtungen zwischen den Zellmembranen benachbarter äußerer bzw. innerer Horizontalzellen bei der Karpfen- und Hairetina. Dowling (1958) und Dunn (1973)

fanden synaptische Kontakte auf der basalen Oberfläche der Rezeptorzellen. Diesen Kontakten fehlen sowohl synaptische Lamellen als auch Bläschen. Zwischen den Fortsätzen der äußeren plexiformen Schicht bei Amphibien fanden Dowling (1968), Dowling und Werblin (1969) und Dubin (1974) konventionelle Synapsen mit Bläschenansammlung an der prä-synaptischen Seite; wahrscheinlich gehören sie zu Horizontalzellfortsätzen. Solche Synapsen habe ich bei *Hymenochirus* und *Xenopus* nicht erkennen können. Es läßt sich zur Zeit nicht bestimmen, was für eine Rolle diese verschiedenen Synapsenarten spielen und zu welchen Zelltypen sie gehören (vgl. Lasansky, 1972). Es besteht die Möglichkeit, daß sie entweder aus den Horizontalzellen, aus den Bipolarzellen oder aus den interplexiformen Zellen entstehen (vgl. Dowling, Brown und Major, 1966; Dowling, 1968; Dowling und Werblin, 1969; Fisher und Boycott, 1974; Dowling und Ehinger, 1975).

Die Untersuchungen von Yamada und Ishikawa (1965) über die Horizontalzellen einiger Wirbeltiere weisen darauf hin, daß in der Retina der Schildkröte *Clemmys japonica* und des Karpfens *Cyprinus carpio* eine Schicht von mehreren, sehr langen Zellfortsätzen zwischen der äußeren plexiformen Schicht und den

Bipolarzellen vorkommt. Diese Fortsätze laufen in horizontaler Richtung und ordnen sich nebeneinander an. In der Schildkrötenretina beträgt ihr Durchmesser etwa $3\text{ }\mu\text{m}$ und enthält mehrere, dicht gepackte Fibrillen ($100\text{ }\text{\AA}$ im Durchmesser), welche normalerweise entlang der Längsachse des Ausläufers angeordnet sind. Außerdem befinden sich tubuläre, agranuläre Zytomembranen, kleine Mitochondrien und Glycogen-Granula in den Fortsätzen. Die Ausläuferschicht der Karpfenretina beträgt $10\text{ }\mu\text{m}$ im Durchmesser und enthält Mikrotubuli, Glycogen-Granula, agranuläres endoplasmatisches Retikulum, wenige Mitochondrien und feine Filamente. Stell (1967) fand durch Anwendung der Silber-Imprägnationstechnik entsprechende horizontale Ausläufer in der Retina des Goldfisches *Carassius auratus*, welche etwa $5\text{ }\mu\text{m}$ im Durchmesser betragen. Er konnte aber auch nicht feststellen, zu welchem Zelltyp diese Fortsätze gehören. In der vorliegenden Arbeit kam ich bei *Xenopus*, nicht aber bei *Hymenochirus*, zu etwa den gleichen Ergebnissen. Bei *Xenopus* liegen die horizontalen Zellausläufer zwischen den Horizontal- und den Bipolarzellen. Diese helle Schicht, die hauptsächlich Mikrotubuli, wenige Mitochondrien und agranuläre endoplasmatische Membranen enthält, beträgt manchmal

6 μ m im Durchmesser. Nach eigenen Beobachtungen weisen die Fortsätze der Horizontalzellen bei *Xenopus* keine Mikrotubuli auf. Im Gegensatz dazu besitzen die Bipolardendriten gleiche Zytokomponenten wie die horizontalen Zellausläufer. Ich halte es daher für wahrscheinlich, daß diese Ausläufer zu den Bipolarzellen gehören.

Die Bipolarzellen besitzen einen kugelförmigen Kern und einen normalerweise nur schmalen perinukleären Zytoplasmasaum, dessen Hauptkomponente aus freien Ribosomen, spärlichem granulärem endoplasmatischem Retikulum und wenigen kleinen Mitochondrien besteht. Die Bipolardendriten weisen häufig Mikrotubuli, wenige Mitochondrien und agranuläre Zytomembranen auf. Sie laufen sclerawärts und verzweigen sich in der äußeren plexiformen Schicht. Ihre Endungen dringen tief in den basalen Teil der Rezeptorzellen ein und nehmen dort Kontakt mit diesen auf. Die Axone enthalten hauptsächlich Mikrotubuli, Mikrofilamente und agranuläre Zytomembranen. Sie lassen sich in Richtung der inneren plexiformen Schicht verfolgen, verzweigen sich dort in mehrere Äste und bilden die kolbenförmigen Anschwellungen.

Cajal (1894) untersuchte durch Anwendung der Silber-Imprägnationstechnik die verschiedenen Schichten

der Netzhaut bei Wirbeltieren. Er beschrieb bei *Rana temporaria* und *Bufo vulgaris* zwei Arten von Bipolarzellen: einen großen und einen kleinen Zelltyp, welche sich nach ihrer Lage, der Größe und der Ausdehnung ihrer oberen Verzweigungen unterscheiden. Die großen Bipolarzellen liegen unmittelbar unter der äußeren plexiformen Schicht und senden sclerawärts buschige, dendritische Fortsätze aus, wohingegen die vitreadliegenden Bipolarzellen fast um ein Drittel kleiner sind und dünnere dendritische Fortsätze haben. Diese kleinen Zellen enthalten einen schmalen Zytoplasmasaum und bilden den größten Teil der inneren Körnerschicht. Cajal (1894) und Dowling (1968) beschrieben bei Fröschen noch eine dritte Art von Bipolarzellen. Dies sind die versprengten Bipolarzellen, deren Perikaryon unmittelbar neben der äußeren plexiformen Schicht oder zwischen den synaptischen Teilen der Rezeptorzellen liegt. Der aufsteigende Fortsatz bildet eine Landoltsche Keule und endet frei in der Höhe der Membrana limitans externa. Nach Cajal fehlt manchmal dieser Fortsatz. Der absteigende Ausläufer ist stärker und sendet nahe bei seinem Ursprung einige verzweigte Fortsätze in die äußere plexiforme Schicht aus. Nach eigenen Beobachtungen sind die großen Bipolarzellen bei *Xenopus*

und Hymenochirus besonders reich an Mitochondrien, Golgi-Apparaten und granulärem endoplasmatischem Retikulum. Dies spricht dafür, daß diese Zellen aktiver sind als die kleinen. Bei mehreren Tierarten scheinen die großen Bipolarzellen hauptsächlich mit den Stäbchen, die kleinen mit den Zapfen in Verbindung zu treten (vgl. Dowling, 1968). Die versprengten Bipolarzellen existieren auch in der Hymenochirusretina (s. Abb. 57).

Dowling und Boycott (1965, 1966) beschrieben die verschiedenen Arten von Synapsen in der inneren plexiformen Schicht bei Primaten und bekräftigten die Meinung, daß die synaptischen Lamellen sich nur in den kolbenförmigen Anschwellungen der Bipolaraxone befinden. Einer von den beiden post-synaptischen Fortsätzen der Diade ist ein Ganglienzelldendrit, während der andere zu einer amakrinen Zelle gehört. Deren Fortsätze zeichnen sich dadurch aus, daß sie synaptische Bläschen und nur konventionelle Synapsen aufweisen. Den Dendriten der Ganglienzellen fehlen die Bläschen und die Synapsen. Sie enthalten aber Ribosomen und erscheinen immer als post-synaptische Glieder.

Dowling und Boycott sind der Meinung, daß alle synaptischen Verbindungen zwischen den Bipolaraxonen

und den Fortsätzen der amakrinen Zellen wechselseitig sind.

Die innere plexiforme Schicht ist in der Froschretina stärker ausgebildet und komplexer als bei anderen Wirbeltieren, die bis jetzt untersucht wurden. Diese Schicht enthält die doppelte Anzahl von Synapsen pro Flächeneinheit gegenüber der Katzen-, Ratten- oder Affenretina (Dubin, 1970) und dreimal mehr pro Flächeneinheit als im Parafovealteil der menschlichen Retina (Dowling, 1968). Dieser Autor legte eine bemerkenswerte Studie über die synaptische Organisation und die verschiedenen Arten von Synapsen der inneren plexiformen Schicht bei *Rana pipiens* vor. Danach stellen die beiden post-synaptischen Glieder der Diade bei Fröschen in den meisten Fällen Fortsätze aus den amakrinen Zellen dar. Daher nehmen die Ganglienzellendriten normalerweise die Erregungen nicht direkt von den Bipolaraxonen auf, sondern durch Vermittlung der amakrinen Zellen. Darum sind die konventionellen Synapsen in der inneren plexiformen Schicht viel häufiger als die Diaden-Synapsen und betragen etwa 90 % von der gesamten Anzahl der Synapsen. Die **Serien-Synapsen** wurden zuerst von Kidd (1962) beschrieben. Es wird weiter angenommen (Dowling, 1968; Dubin, 1970), daß solche Synapsen sich nur zwischen den Fortsätzen

der amakrinen Zellen befinden. Sie sind besonders häufig bei Fröschen und stellen etwa 10 % der gesamten konventionellen Synapsen in der inneren plexiformen Schicht dar (Dowling, 1968). Es wurde bei *Rana pipiens* nachgewiesen, daß die Anzahl der konventionellen und Serien- Synapsen sowie das Verhältnis zwischen den amakrinen und bipolaren Synapsen im Lauf der Larvalentwicklung und Metamorphose bis zum Adulttier ansteigt (Fisher, 1972).

Die Ganglienzelldendriten bei Fröschen unterscheiden sich von den Fortsätzen der amakrinen Zellen und den Bipolaraxonen dadurch, daß sie normalerweise weder Ribosomen noch Bläschen besitzen; dagegen enthalten sie einige Vesikel (agranuläres endoplasmatisches Retikulum) und Filamente (Dowling, 1968, 1976; Dubin, 1970). Ihr Cytoplasma erscheint heller als das der anderen Fortsätze in der inneren plexiformen Schicht.

Die versprengten Zellen in der inneren plexiformen Schicht, die in dieser Arbeit bei *Xenopus* gefunden wurden, haben einen "Dendrit", welcher sich in dieser Schicht verzweigt, und ein "Axon", das sich zwischen den Ganglienzellen verliert. Nach eigenen Beobachtungen dürften diese Zellen versprengte Ganglienzellen darstellen. Cajal (1894) beschrieb bei Reptilien versprengte Ganglien- und amakrine Zellen,

welche in der inneren plexiformen Schicht gelegen sind. Riesige versprengte Ganglienzellen und große Multipolarzellen mit großem Axon in der inneren plexiformen Schicht von Mugil wurden von Parthe (1968) beschrieben. Honrubia und Grijalbo (1967) fanden ähnliche Zellen in der Kaninchenretina. Der Körper der amakrinen Zellen, besonders bei niederen Fischen und Amphibien, ist manchmal in der inneren plexiformen Schicht gelegen (vgl. Stell, 1972).

Aus dem peripheren Zentriol einiger Bipolar-, amakrinen und Ganglienzellen wächst manchmal ein Cilium in die äußere bzw. in die innere plexiforme Schicht aus. Dowling und Boycott (1966) fanden häufig entsprechende Cilien von amakrinen Zellen in der Primatenretina. Es läßt sich zur Zeit nicht bestimmen, welche Rolle diese Cilien spielen.

Meller und Glees (1965) untersuchten die Entwicklung der Müllerschen Zellen in der Retina von Hühnerembryonen. Sie fanden bei einem Stadium von 9 Tagen, daß diese Zellen zwischen den sich entwickelnden Neuronen der Netzhaut ausgedehnt sind. Im Bereich der inneren plexiformen Schicht besitzen sie mehrere Mitochondrien, während ihr apikaler Teil relativ wenige Mitochondrien enthält und sclerad über die Membrana limitans externa in Form von

Mikrovilli auswächst. In der weiteren Entwicklung treten häufig Mitochondrien auch im apikalen Teil auf. Diese Zellen scheinen eine bedeutende Rolle für die Anordnung der verschiedenen Schichten und Isolierung der Primordialzellen der Retina zu spielen. Es wird angenommen, daß die Müllerschen Zellen für die Übertragung der Nährstoffe vom extrazellulären Raum durch ihre Mikrovilli zu den verschiedenen Neuronen der Retina dienen.

Die unter der Oberfläche gelegenen Zisternen wurden häufig in der Xenopus- und Hymenochirusretina gefunden. Sie sind an der oberflächlichen Membran der Bipolar-, amakrinen und Ganglienzellen gelegen. Sie befinden sich aber nicht in der Müllerschen (Glia) Zellen (Vgl. Rosenbluth, 1962; Siegesmund, 1968; Takahashi und Wood, 1970; Le Beux, 1972; Fisher und Goldmann, 1975). Solche Zisternen fehlen den Horizontalzellen (vgl. Fisher und Goldmann, 1975). Stell (1967) fand sie in den basalen Teilen einiger Stäbchen vom Goldfisch, *Carassius auratus*. Diese Zisternen scheinen aus dem granulären endoplasmatischen Retikulum zu entstehen und behalten mit ihm ihre Verbindung. Ihre Bedeutung ist noch unbekannt. Sie spielen möglicherweise eine Rolle beim Stoffaustausch zwischen den Zellen (Hartmann, 1966; Herndon, 1963; Rosenbluth, 1962).

Nach Fisher und Goldmann (1975) könnten sie auch eine Rolle in der Erregungsleitung spielen.

In der vorliegenden Arbeit wurden einige bemerkenswerte Unterschiede zwischen der Retina von ausgewachsenen *Xenopus* und *Hymenochirus* gefunden. Hiervon sind die folgenden besonders hervorzuheben:

- (1) Die Außensegmente der Zapfen sind bei *Hymenochirus* außergewöhnlich lang und dürften daher mehr Sehpigmente enthalten als die der *Xenopus*zapfen.
- (2) Letztere besitzen eine große Ölkugel in ihrem Ellipsoid. Eine solche fehlt dem *Hymenochirus*zapfen.
- (3) Während bei *Xenopus* in allen Zapfen ein Paraboloid auftritt, wird bei *Hymenochirus* ein solches nur in den akzessorischen Zapfen gefunden.
- (4) Die innere Körnerschicht von *Hymenochirus* enthält mehr Bipolarzellen als die von *Xenopus*. Man kann daraus schließen, daß diese Schicht bei *Hymenochirus* leistungsfähiger ist in der Übertragung der optischen Erregungen als dies bei *Xenopus* der Fall ist.

V. ZUSAMMENFASSUNG

Die Larven der nahe verwandten Anurenarten *Xenopus laevis* (Krallenfrosch) und *Hymenochirus boettgeri* (Zwergkrallenfrosch) unterscheiden sich in ihrem Nahrungserwerb. Die *Xenopus*larven ernähren sich von abfiltrierten Schwebestoffen und Kleinlebewesen des Wassers durch rhythmisches Öffnen und Schließen des Mundes. Die *Hymenochirus*larven dagegen ernähren sich, wie das Adulttier, räuberisch, d.h. Beutetiere werden nach optischer Fixierung durch Schnappbewegung aufgenommen. Um festzustellen, ob es korreliert mit dem unterschiedlichen Verhalten der beiden Larvenarten Unterschiede im Feinbau der Netzhaut und im zeitlichen Ablauf der Retinaentwicklung gibt, wurde die Struktur der Netzhaut bei der Arten in 8 Entwicklungsstadien elektronenoptisch untersucht.

Zunächst (Stadium 37/38) ist die sich entwickelnde Netzhaut in den beiden Larvenarten weitgehend gleich: Die Rezeptorzellen entwickeln sich schneller als die anderen retinalen Elemente. Ihre äußeren Segmente bilden sich zuerst im dorsalen Teil der Retina durch wiederholte Ein- und Ausstülpungen der Zellmembran, welche sich sclerawärts ausdehnt und das ciliäre Verbindungsstück umhüllt. Dieses besteht aus 2 tubulären Schichten: einer inneren, welche

aus 9 Doppelfilamenten gebildet ist, und einer äußeren, die mit der inneren durch Querbrücken verbunden und gleichzeitig mit der Zellmembran verschmolzen ist.

Bis Stad. 41 sind bei beiden Arten alle Rezeptorzellen gleich. Danach treten wie bei anderen Amphibien zwischen den Stäbchen und Zapfen folgende Strukturunterschiede auf: 1. Die Membranstapel der Stäbchen werden an ihrem äußeren Ende fortwährend abgebaut und von den Pigmentzellen des Tapetums phagocytiert und im Ausgleich dazu proximal von der Sehzelle regeneriert. Die Membranstapel der Zapfen werden dagegen apikal nicht abgebaut. 2. Vom außerzellulären Raum (Rest des optischen Bläschens) sind die Stäbchensäckchen durch die Membran des Außensegments getrennt. Im Gegensatz dazu stehen die Zapfensäckchen mit diesem Raum in Verbindung. 3. In den Membranstapeln der Stäbchen treten longitudinale Einfaltungen auf, die den Zapfen-Außensegmenten fehlen (Abb. 71/72).

Die Myeloidkörper der Pigmentzellen bilden sich früher als die Phagosomen und sind daher nicht als eindringende Teile der Membranstapel der Rezeptorzellen in die Pigmentzellen aufzufassen.

Bei Xenopusstadium 45 bilden sich die vorher vorhandenen Lipidtropfen in den Stäbchenellipsoiden



Abb. 71: Schematische Darstellung der ausdifferenzierten Rezeptorzellen von *Xenopus*.



Abb. 72: Schematische Darstellung der ausdifferenzierten Rezeptorzellen von *Hymenochirus*.

zurück; der Lipidtropfen des Zapfens nimmt dagegen zu und erhält ein beträchtliches Volumen. Im Vergleich dazu sind die Lipidtropfen auf dem entsprechenden Stadium von *Hymenochirus* aus allen Rezeptorzellen verschwunden (Abb. 71/72).

Im Innensegment beider Anurenarten besitzen die Mitochondrien der Zapfen dichtere Cristae mitochondriales als die der Stäbchen. In den *Xenopus*-zapfen sammeln sich diese elektronendichten Mitochondrien um den zunehmenden Lipidtropfen (Ölkugel) herum und stehen mit ihm in engem Kontakt (Abb. 71/72).

Im mittleren Teil der Retina ist das Zahlenverhältnis der reifen Stäbchen und Zapfen beider Arten ungefähr gleich; sie sind normalerweise alternierend angeordnet.

Vom Stad. 47 an treten in der *Hymenochirus*-retina wie bei anderen Anuren häufig Doppelzapfen auf. Der Doppelzapfen besteht aus einem langen Hauptzapfen mit gut ausgebildetem Myoid und einem, zum Teil kürzeren, akzessorischen Zapfen. Der letztere besitzt ein Paraboloid in seinem Innensegment. Die nebeneinanderliegenden Zellmembranen beider Zapfen sind an ihren ausnahmsweise langen Innensegmenten zusammengedrängt. Die basalen Teile sind aber durch die Müller'schen Zellen voneinander getrennt (Abb. 72).

In der Xenopusretina wurden keine Doppelzapfen gefunden (Abb. 71).

Bei ausgewachsenen Hymenochirus ist das Außensegment des Zapfens auffallend lang und erscheint - anders als bei Xenopus - wie das des Stäbchens mehr oder weniger zylindrisch (Abb. 71/72).

Ab Stadium 51 tritt in den Xenopuszapfen ein Paraboloid auf, welches aus agranulärem endoplasmatischem Retikulum und Glykogen-Granula besteht. Bei Hymenochirus befindet sich das Paraboloid aber nur in den akzessorischen Zapfen (Abb. 71/72).

Die synaptischen Einheiten der Rezeptorzellen beider Arten entsprechen den in der Literatur beschriebenen für andere Wirbeltierspecies.

Der Bipolardendrit und die Fortsätze der Horizontalzellen treten mit mehreren synaptischen Lamellen der Rezeptorzellen in Verbindung.

Nur in der Xenopusretina bildet sich zwischen den Horizontalzellen und den Bipolarzellen eine ca. 6 μ m dicke Schicht von mehreren, sehr langen Zellfortsätzen, welche die gleichen Zytokomponenten wie die Bipolardendriten besitzen.

Die innere Körnerschicht der Xenopusretina besteht aus 3-4 Zellschichten. Bei Hymenochirus ist sie 4-5 Zellschichten dick und enthält daher mehr

Bipolarzellen als die von *Xenopus*.

Die Horizontalzellen sind in der *Xenopus*- und *Hymenochirus*retina durch ihren dunklen abgeflachten Zellkörper erkennbar. Die Fortsätze dieser Zellen besitzen nur wenige Bläschen.

Die Bipolarzellen kommen bei beiden Arten in 2 Formen vor: große Bipolarzellen liegen in unmittelbarer Nachbarschaft der äußeren plexiformen Schicht und sind reich an Mitochondrien, Golgi-Apparaten und granulärem endoplasmatischem Retikulum; die kleinen vitread liegenden Bipolarzellen enthalten lediglich einen schmalen Zytoplasmasaum und bilden den größten Teil der inneren Körnerschicht.

Die Bipolardendriten beider Arten sind reich an Mikrotubuli, enthalten aber auch Mitochondrien und agranuläre endoplasmatische Membranen.

Die innere plexiforme Schicht von *Xenopus* und *Hymenochirus* unterscheidet sich im komplexen Aufbau ihrer synaptischen Strukturen nicht von anderen Amphibien.

Die Bipolaraxone bilden in der inneren plexiformen Schicht die typischen kolbenförmigen Anschwellungen. Die Fortsätze der amakrinen Zellen unterscheiden sich von den kolbenförmigen Anschwellungen der Bipolaraxone dadurch, daß sie keine synaptischen Lamellen enthalten und nur wenige Bläschen aufweisen.

In der Retina vom *Xenopus* Stadium 58 und der des *Adultus* kommen häufig versprengte Zellen in der inneren plexiformen Schicht vor. Bei *Hymenochirus* wurden solche Zellen nicht gefunden.

Aus dem peripheren Zentriol einiger Bipolar-, amakrinen und Ganglienzellen beider Anurenarten wächst ein Cilium in die äußere bzw. in die innere plexiforme Schicht aus.

An der oberflächlichen Membran der Bipolar-, amakrinen und Ganglienzellen in der Retina beider Arten befinden sich häufig unter der Oberfläche gelegene Zisternen. Diese stehen mit dem granulären endoplasmatischen Retikulum in Verbindung und erscheinen als pentalaminare Struktur.

In sehr frühen Stadien beider Larvenarten besteht die Ganglienschicht aus 2-3 Zellschichten. Später beschränkt sie sich auf eine Zellschicht. Die Dendriten der Ganglienzellen beider Anurenarten enthalten keine synaptischen Bläschen, sondern nur zytoplasmatische Membranen und Filamente.

Die Müllerschen Zellen sind bei *Xenopus* vom Stadium 41 an erkennbar. Bei *Hymenochirus* sind sie dagegen erst im Stadium 45 sicher zu erkennen. Ihre Entwicklung in den beiden Larvenarten zeigt sonst aber keinen Unterschied.

Entsprechend der ähnlichen Lebensweise der Hymenochiruslarve (Stad. 58) und des Adultus zeigen beide Stadien keine Unterschiede im Bau der Retina. Obwohl die Lebensweise der entsprechenden Stadien von Xenopus hinsichtlich des Nahrungserwerbs ganz verschieden ist, läßt auch hier die Struktur der Netzhaut beider Stadien keinen Unterschied erkennen. Man kann daraus schließen, daß Bau und Funktion der Retina auch bei der Xenopuslarve keinem vom Adultus stark abweichenden Selektionsdruck ausgesetzt sind.

Da weder die Funktion der Ölkugeln und des Paraboloids in den Zapfen noch die der Doppelzapfen hinreichend bekannt ist und genaue Analysen über das Zusammenwirken der Sehzellen, Horizontalzellen und Bipolaren bei unterschiedlichen Zahlenverhältnissen dieser Elemente zueinander fehlen, lassen sich die aufgefundenen morphologischen Unterschiede in der Netzhaut von Xenopus und Hymenochirus vorläufig nicht eindeutig mit der unterschiedlichen Lebensweise der beiden Arten korrelieren. Die weitergehende Differenzierung der Elemente und die höhere Zahl der Bipolarzellen weisen jedoch auf eine höhere Leistung der Hymenochirus-Retina hin.

	VI. ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS ZU DEN ABBILDUNGEN
a ZP	akzessorische Zapfen
A	Fortsatz einer amakrinen Zelle
ÄPS	äußere plexiforme Schicht
ÄS	äußeres Segment der Rezeptorzelle
AX	Axon oder kolbenförmige Anschwellung einer Bipolarzelle
AZ	amakrine Zelle
B	Basalkörper
BM	Basalmembran
BZ	Bipolarzelle
CV	ciliäres Verbindungsstück
D	Dendrit
ER	endoplasmatisches Retikulum
F	Mikrofilamente
G	Golgi-Apparat
GL	Glycogen-Granula
GZ	Ganglienzelle
H	Fortsatz einer Horizontalzelle
HZ	Horizontalzelle
HZP	Hauptzapfen
IPS	innere plexiforme Schicht
IS	inneres Segment der Rezeptorzelle
K	Kern
L	Lipidtropfen oder Ölkugel

LY	Lysosomen-ähnliche Struktur
M	Mitochondrien
MLE	Membrana limitans externa
MLI	Membrana limitans interna
MZ	Müllersche Zelle
MV	Mikrovilli der Müllerschen Zelle
NV	Nervenfaser
OV	optischer Ventrikel
P	Fortsatz einer Pigmentzelle
PZ	Pigmentzelle
R	Ribosomen oder Polysomen
RZ	Rezeptorzelle
SB	synaptische Bläschen
SL	synaptische Lamelle
SSC	unter der Oberfläche gelegene Zisterne
ST	Stäbchen
T	Mikrotubuli
V	Corpus vitreum
W	Wurzelfaser
Z	Zentriol
ZM	Zellmembran
ZP	Zapfen

VII. LITERATURVERZEICHNIS

- Anh, J. N. H.: Les corps myéloïdes de L'épithélium pigmentaire rétinien. I. Répartition, morphologie et rapports avec les organites cellulaires. Z. Zellforsch. 115, 508-523 (1971).
- Berger, E. R.: Mitochondria genesis in the retinal photoreceptor inner segment. J. Ultrastruct. Res. 11, 90-111 (1964).
- Berger, E. R.: On the mitochondrial origin of oil drops in the retinal double cone inner segment. J. Ultrastruct. Res. 14, 143-157 (1966).
- Bok, D., Young, R. W.: The renewal of diffusely distributed protein in the outer segments of rods and cones. Vision Res. 12, 161-168 (1972).
- Boycott, B. B., Dowling, J. E.: Organization of the primate retina: Light microscopy. Proc. R. Soc. London, Ser.B. 255, 109-184 (1969).
- Cajal, S. R.: Die Retina der Wirbeltiere (Übersetzt von R. Gréeff). Bergmann, Wiesbaden (1894).
- Carasso, N.: Ultrastructure des cellules visuelles du Gecko. In "Electron microscopy. Proc. Stockholm Conf.", 1956, (F.S. Sjöstrand and J. Rhodin, eds), pp. 192-194, Academic Press, New York (1957).

- Cohen, A. I.: The ultrastructure of the rods of the mouse retina. *Amer. J. Anat.* 107, 23-48 (1960).
- Cohen, A. I.: The fine structure of the extra-foveal receptors of the rhesus monkey. *Exp. Eye Res.* 1, 128-136 (1961).
- Cohen, A. I.: The fine structure of the visual receptors of the pigeon. *Exp. Eye Res.* 2, 88-97 (1963).
- Cohen, A. I.: New details of the ultrastructure of the outer segments and ciliary connectives of the rods of human and Macaque retinas. *Anat. Rec.* 152, 63-80 (1965).
- Cohen, A. I.: New evidence supporting the linkage to extracellular space of outer segment saccules of frog cones but not rods. *J. Cell Biol.* 37, 424-444 (1968).
- Cohen, A. I.: On the confusion between "Myeloid bodies" and "Phagosomes" in the pigment epithelium of the frog and other vertebrates. *Vision Res.* 9, 1403-1404 (1969).
- Cohen, A. I.: Further studies on the question of the patency of saccules in outer segments of vertebrate photoreceptors. *Vision Res.* 10, 445-453 (1970).
- Cohen, A. I.: Rods and cones. In "Handbook of Sensory Physiology: Physiology of photoreceptor organs" (M.G.F. Fuortes, ed.), Vol. VII/2, pp. 63-110. Springer-Verlag, Berlin (1972).

Craig, E. L., Eglitis, J. A., Mc Connell, D. G.:

Observations on the oil droplets of the principal cone cells of the frog retina. Exp. Eye Res. 2, 268-271 (1963).

De Robertis, E.: Electron microscope observations on the submicroscopic organization of the retinal rods. J. Biophysic. Biochem. Cytol. 2, 319-330 (1956).

De Robertis, E.: Submicroscopic morphology and function of the synapse. Exp. Cell Res. Suppl. 5, 347-369 (1958).

De Robertis, E.: Some observations on the ultrastructure and morphogenesis of photoreceptors. J. Gen. Physiol. Suppl. 43, 1-13 (1960).

De Robertis, E., Lasansky, A.: Ultrastructure and chemical organization of photoreceptors. In "The Structure of the Eye" (G.K. Smelser, ed.), pp. 29-49, Academic Press, New York (1960).

Detwiler, S.R.: Vertebrate Photoreceptors. New York, Macmillan Company (1943).

Ditto, M.: A difference between developing rods and cones in the formation of outer segment membranes. Vision Res. 15, 535-536 (1975).

Dowling, J. E.: Synaptic organization of the frog retina: an electron microscopic analysis comparing the retinas of frogs and primates. Proc. R. Soc. London, Ser.B. 170, 205-228 (1968).

- Dowling, J. E.: Organization of vertebrate retinas.
Invest. Ophthalm. 9, 655-680 (1970).
- Dowling, J. E.: Physiology and morphology of the retina.
In "Frog Neurobiology" (R. Llinás and W. Precht,
eds), pp. 278-296. Springer-Verlag Berlin,
Heidelberg, New York (1976).
- Dowling, J. E., Boycott, B. B.: Neural connections of
the retina: fine structure of the inner plexiform
layer. Cold Spring Harb. Symp. 30, 393-402 (1965).
- Dowling, J. E., Boycott, B. B.: Organization of the
primate retina: electron microscopy. Proc. R. Soc.
London, Ser.B. 166, 80-111 (1966).
- Dowling, J. E., Brown, J. E., Major, D.: Synapses of
horizontal cells in rabbit and cat retinas.
Science, 153, 1639-1641 (1966).
- Dowling, J. E., Ehinger, B.: Synaptic organization of
the amine-containing interplexiform cells of the
goldfish and cebus monkey retinas. Science, 188,
270-273 (1975).
- Dowling, J. E., Werblin, F. S.: Organization of retina
of the mudpuppy, *Necturus maculosus*. I. Synaptic
structure. J. Neurophysiol. 32, 315-338 (1969).
- Droz, B.: Dynamic condition of proteins in the visual cells
of rats and mice as shown by radioautography with
labeled amino acids. Anat. Rec. 145, 157-168 (1963).

Dubin, M. W.: The inner plexiform layer of the vertebrate retina: a quantitative and comparative electron microscopic analysis. J. Comp. Neur. 140, 479-506 (1970).

Dubin, M. W.: Anatomy of the vertebrate retina. In "The Eye: comparative physiology" (H.Davson and L.T.Graham,Jr.,eds), Vol.6, pp. 227-256, Academic Press, New York and London (1974).

Dücker, G.,Thiemann, G.: Die Entwicklung der farbigen Ölkugel in der Retina von *Anguis fragilis* L., *Lacerta agilis* L. und *Lacerta vivipara* Jacq. und ihr Einfluß auf das Farbsehvermögen (Reptilia, Lacertilia). Z. Morph. Tiere 71, 105-115 (1972).

Dunn, R. F.: Electron microscopic studies on the photoreceptor cells of the gecko, *Coleonyx variegatus*. Dissert., University of California at Los Angeles (1965).

Dunn, R. F.: Studies on the retina of the gecko, *Coleonyx variegatus*. I. The visual cell classification. J. Ultrastruct. Res. 16, 651-671 (1966).

Dunn, R. F.: The ultrastructure of the vertebrate retina. In "The Ultrastructure of Sensory Organs" (I. Friedmann,ed.) pp. 153-265. North-Holland Publ. Co., Amsterdam (1973).

- Eakin, R. M.: Differentiation of rods and cones in total darkness. *J. Cell Biol.* 25, 162-165 (1965).
- Evans, E. M.: On the ultrastructure of the synaptic region of visual receptors in certain vertebrates. *Z.Zellforsch.* 71, 499-516 (1966).
- Fisher, L. J.: Changes during maturation and metamorphosis in the synaptic organization of the tadpole retina inner plexiform layer. *Nature*, 235, 391-393 (1972).
- Fisher, S. K., Boycott, B. B.: Synaptic connexions made by horizontal cells within the outer plexiform layer of the retina of the cat and the rabbit. *Proc. R. Soc. London, Ser.B.* 186, 317-331 (1974).
- Fisher, S. K., Goldman, K.: Subsurface cisterns in the vertebrate retina. *Cell Tiss. Res.* 164, 473-480 (1975).
- Granda, A. M., Haden, K. W.: Retinal oil globule counts and distributions in two species of turtles. *Vision Res.* 10, 79-84 (1970).
- Hall, M. O., Bok, D., Bacharach, A. D. E.: Visual pigment renewal in the mature frog retina. *Science*, 161, 787-789 (1968).
- Hartmann, J. F.: Ultrastructural relationships of neuronal cytoplasmic membranes. *Med. and Biol. Illus.* 16, 109-113 (1966).

- Herndon, R. M.: The fine structure of the Purkinje cell. *J. Cell Biol.* 18, 167-180 (1963).
- Hogan, M., Alvarado, J., Weddell, J.: Histology of the Human Eye. Saunders Company- Philadelphia-London-Toronto (1971).
- Honrubia, F. M., Grijalbo, M. P.: Estudio de las células ganglionares de la retina. *Arch. Soc. oftal. hisp.-amer.* 27, 796-804 (1967).
- Kidd, M.: Electron microscopy of the inner plexiform layer of the retina in the cat and the pigeon. *J. Anat. Lond.* 96, 179-187 (1962).
- Kolb, H.: Organization of the outer plexiform layer of the primate retina: Electron microscopy of Golgi-impregnated cells. *Phil. Trans. R. Soc. London. Ser.B.* 258, 261-283 (1970).
- Kramer, G.: Sinnesleistungen und das Orientierungsverhalten von *Xenopus laevis* Daud. *Zool. Jahrb.(Physiol.)* Bd 52, Jena, 629-679 (1932/33).
- Lanzavecchia, G.: Ultrastruttura dei coni e dei bastoncelli nella retina di *Xenopus laevis*. *Arch. Ital. Anat. Embriol.* 65, 417-435 (1960).
- Lasansky, A.: Cell junctions at the outer synaptic layer of the retina. *Invest. Ophthal.* 11, 265-275 (1972).

- Le Beux, Y. J.: Subsurface cisterns and lameller bodies: Particular forms of the endoplasmic retikulum in the neurons. *Z. Zellforsch.* 133, 327-352 (1972).
- Liebman, P. A., Entine, G.: Visual pigments of frog and tadpole (*Rana pipiens*). *Vision Res.* 8, 761-775 (1968).
- Meller, K.: Elektronenmikroskopische Befunde zur Differenzierung der Rezeptorzellen der Retina und ihrer synaptischen Verbindungen. *Z. Zellforsch.* 64, 733-750 (1964).
- Meller, K.: Histo- und Zytogenese der sich entwickelnden Retina. Eine elektronenmikroskopische Studie. *Veröff. morph. Path.* 77, 1-77 (1968).
- Meller, K., Breipohl, W.: Die Feinstruktur und Differenzierung des inneren Segments und des Paraboloids der Photorezeptoren in der Retina von Hühnerembryonen. *Z. Zellforsch.* 66, 673-684 (1965).
- Meller, K., Glees, P.: The differentiation of neuroglia-Müller-cells in the retina of chick. *Z. Zellforsch.* 66, 321-332 (1965).
- Meller, K., Tetzlaff, W.: The development of membrane specialization in the receptor-bipolar-horizontal cell synapse of the chick embryo retina. A freeze-fracture study. *Cell Tiss. Res.* 181, 319-326 (1977).

- Missotten, L.: The ultrastructure of the human retina.
Arscia Uitgaven N.V., Brussels (1965a).
- Missotten, L.: The synapses in the human retina. In
"The Structure of the Eye.II.Symposium" (J.W. Rohen,
ed.), pp. 17-28, Schattauer-Verlag, Stuttgart (1965b).
- Morgenstern, E.: Vergleichende lichtoptische Untersuchungen
im Rahmen elektronenmikroskopischer Arbeiten an
ultradünnen Schnitten. *Mikroskopie*, 25, 250-260
(1969).
- Munz, W. R. A.: Inert absorbing and reflecting pigment.
In "Handbook of Sensory Physiology" (H.J.A. Dartnall,
ed.), Vol.VII/1, pp. 529-565; Springer-Verlag,
Berlin-Heidelberg-New York (1972).
- Nieuwkoop, P.,Faber, J.: Normal table of *Xenopus laevis*
(Daudin). North-Holland Publ. Co., Amsterdam (1956).
- Nilsson, S. E.: An electron microscopic classification
of the retinal receptors of the leopard frog
(*Rana pipiens*). *J. Ultrastruct. Res.* 10, 390-416
(1964a).
- Nilsson, S. E.: Receptor cell outer segment development
and ultrastructure of the disk membranes in the
retina of the tadpole. *J. Ultrastruct. Res.* 11,
581-620 (1964b).

- Nilsson, S. E.: The ultrastructure of the receptor outer segments in the retina of the leopard frog (*Rana pipiens*). J. Ultrastruct. Res. 12, 207-231 (1965).
- Nilsson, S. E., Crescitelli, F.: Changes in ultrastructure and electroretinogram of bullfrog retina during development. J. Ultrastruct. Res. 27, 45-62 (1969).
- Nilsson, S. E., Crescitelli, F.: A correlation of ultrastructure and function in the developing retina of the frog tadpole. J. Ultrastruct. Res. 30, 87-102 (1970).
- Olney, J. W.: An electron microscopic study of synapse formation, receptor outer segment development, and other aspects of developing mouse retina. Invest. Ophthalm. 7, 250-268 (1968).
- Parthe, V.: Células ganglionares dislocadas de la retina de los teleósteos. Acta Cient. Venez. 19, 13 (1968).
- Pedler, C., Tansley, K.: The fine structure of the cone of a diurnal gecko (*Phelsuma inunguis*). Exp. Eye Res. 2, 39-47 (1963).
- Pfenninger, K. H., Rovainen, C. M.: Stimulation - and calcium-dependence of vesicle attachment sites in the presynaptic membrane; a freeze-cleave study on the lamprey spinal cord. Brain Res. 72, 1-23 (1974).

- Porter, K. R.: The submicroscopic morphology of
protoplasm. Harvey Lect., Ser. 51, 175-228 (1956).
- Porter, K. R., Yamada, E.: Studies on the endoplasmic
reticulum. V. Its form and differentiation in pigment
epithelial cells of the frog retina. J. Biophys.
Biochem. Cytol. 8, 181-205 (1960).
- Rabinovitch, M., Mota, J., Yoneda, S.: Note on the
histochemical localisation of glycogen and pentose
polynucleotides in the visual cells of the chick.
(Gallus gallus) Quart. J. micr. Sci. 95, 5-9 (1954).
- Richardson, K. G., Jarett, L., Finke, E. H.: Embedding
in epoxy resins for ultrathin sectioning in electron
microscopy. Stain Technol. 35, 313-323 (1960).
- Rosenbluth, J.: Subsurface cisterns and their relationship
to the neuronal plasma membrane. J. Cell Biol. 13,
405-421 (1962).
- Rössler, E.: Übertragung von Verhaltensweisen durch
Transplantation von Anlagen neuroanatomischer
Strukturen bei Amphibienlarven. I. Xenoplastischer
Austausch von Nachhirnanlagen zwischen *Xenopus laevis*
und *Hymenochirus boettgeri* (Amphibia, Anura).
Z. Tierpsychol. 41, 244-265 (1976).
- Siegesmund, K. A.: The fine structure of subsurface
cisterns. Anat. Rec. 162, 187-196 (1968).
- Sjöstrand, F. S.: An electron microscope study of the
retinal rods of the guinea pig eye. J. Cell. Comp.
Physiol. 33, 383-405 (1949).

- Sjöstrand, F. S.: The ultrastructure of the outer segments of rods and cones of the eye as revealed by the electron microscope. *J. Cell. Comp. Physiol.* **42**, 15-44 (1953a).
- Sjöstrand, F. S.: The ultrastructure of the inner segments of the retinal rods of the guinea pig eye as revealed by electron microscopy. *J. Cell. Comp. Physiol.* **42**, 45-70 (1953b).
- Sjöstrand, F. S.: Fine structure of cytoplasm: the organization of membranous layers. *Rev. Mod. Phys.* **31**, 301-318 (1959).
- Sjöstrand, F. S.: The outer plexiform layer and the neural organization of the retina. In "The Retina: Morphology, Function and Clinical characteristics" (B.R.Straatsma, R.A.Allen, M.O.Hall and F.Crescitelli, eds), pp. 63-100, University of California Press, Los Angeles (1970).
- Sjöstrand, F. S., Elfvin, L. G.: Some observations on the structure of the retinal receptors of the toad eye as revealed by the electron microscope. In "Electron microscopy. Proc. Stockholm Conf", 1956, (F.S. Sjöstrand and J. Rhodin, eds), pp. 194-196, Academic Press, New York (1957).
- Sokol, O. M.: The tadpole of *Hymenochirus boettgeri*. *Copeia*, **2**, 272-284 (1962).

- Steinicke, H.: Untersuchungen an chimärischen Kopfskeletten von Larven der pipiden Froschlurche *Xenopus laevis* (Daud.) und *Hymenochirus boettgeri* (Torn.). Diss. Mainz (1971).
- Stell, W. K.: Correlation of retinal cytoarchitecture and ultrastructure in Golgi preparations. *Anat. Rec.* 153, 389-397 (1965a).
- Stell, W. K.: The structure of the eye, II. Symposium, Wiesbaden, 1965, S. 27-28. Stuttgart: Schattauer (1965b).
- Stell, W. K.: The structure and relationships of horizontal cells and photoreceptor-bipolar synaptic complexes in goldfish retina. *Amer. J. Anat.* 121, 401-424 (1967).
- Stell, W. K.: The morphological organization of the vertebrate retina. In "Handbook of Sensory Physiology: Physiology of photoreceptor organs" (M.G.F. Fuortes, ed.), Vol.VII/2, pp. 111-213, Springer-Verlag, Berlin (1972).
- Takahashi, K., Wood, R. L.: Subsurface cisternae in the Purkinje cells of cerebellum of Syrian hamster. *Z. Zellforsch.* 110, 311-320 (1970).
- Tokuyasu, K., Yamada, E.: The fine structure of the retina studied with the electron microscope. IV. Morphogenesis of outer segments of retinal rods. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 6, 225-230 (1959).

- Tokuyasu, K., Yamada, E.: The fine structure of the retina, V. Abnormal retinal rods and their morphogenesis. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **7**, 187-190 (1960).
- Walls, G. L.: The Vertebrate Eye and its Adaptive Radiation. Hafner, New York (1942).
- Weisz, B.: The development and morphology of the larva of the south African clawed toad, *Xenopus laevis*. *J. Morphol.* **77**, 163-217 (1945).
- Witkovsky, P., Dowling, J. E.: Synaptic relationships in the plexiform layers of carp retina. *Z. Zellforsch.* **100**, 60-82 (1969).
- Yacob, A., Kunz, Y. W.: "Disk shedding" in the cone outer segments of the teleost, *Poecilia reticulata* P. *Cell Tiss. Res.* **181**, 487-492 (1977).
- Yamada, E., Ishikawa, T.: The fine structure of the horizontal cells in some vertebrate retinæ. *Cold Spr. Harb. Sympos. quant. Biol.* **30**, 383-392 (1965).
- Young, R. W.: The renewal of photoreceptor cell outer segments. *J. Cell Biol.* **33**, 61-72 (1967).
- Young, R. W.: Passage of newly formed protein through the connecting cilium of retinal rods in the frog. *J. Ultrastruct. Res.* **23**, 462-473 (1968).

- Young, R. W.: A difference between rods and cones in the renewal of outer segment protein. Invest. Ophthalm. 8, 222-231 (1969).
- Young, R. W.: Shedding of discs from rod outer segments in the Rhesus monkey. J. Ultrastruct. Res. 34, 190-203 (1971a).
- Young, R. W.: An hypothesis to account for a basic distinction between rods and cones. Vision Res. 11, 1-5 (1971b).
- Young, R. W.: The renewal of rod and cone outer segments in the Rhesus monkey. J. Cell Biol. 49, 303-318 (1971c).
- Young, R. W.: Biogenesis and renewal of visual cell outer segment membranes. Exp. Eye Res. 18, 215-223 (1974).
- Young, R. W., Bok, D.: Participation of the retinal pigment epithelium in the rod outer segment renewal process. J. Cell Biol. 42, 392-403 (1969).
- Young, R. W., Droz, B.: The renewal of protein in retinal rods and cones. J. Cell Biol. 39, 169-184 (1968).

Lebenslauf

Am 1.4.1944 wurde ich in Elsharkia/Ägypten geboren als letztes Kind des Lehrers Ahmed El-Mekkawy und dessen Ehefrau Sakina. In Elsharkia besuchte ich die Volksschule, Realschule und das Gymnasium, wo ich 1961 das Abitur ablegte. Vom selben Jahr an studierte ich an der Universität von Alexandria/Ägypten Biologie, wo ich 1965 den Grad eines "Bachelor of Science" und 1973 den eines "Master of Science" erwarb. Von 1965 bis 1974 war ich als wissenschaftlicher Assistent in der Zoologischen Abteilung der Naturwissenschaftlichen Fakultät in Alexandria tätig.

Seit dem 16.2.1970 bin ich verheiratet; meine Frau und ich haben zwei Kinder.

Im Jahr 1974 wurde mir durch ein Stipendium vom Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) die Möglichkeit gegeben, in der BRD weiter zu studieren. Vom Oktober 1974 bis Januar 1979 war ich an der Johannes Gutenberg-Universität zu Mainz mit der Anfertigung der Doktorarbeit und weiteren Studien in Zoologie und Biochemie beschäftigt.

